

**Die funktionelle Bedeutung
tegmentaler Neurone
bei der Echoortung der Hufeisennase
Rhinolophus rouxi (Chiroptera)**

Walter Metzner

Disbui. München

1988

Die funktionelle Bedeutung tegmentaler Neurone bei der
Echoortung der Hufeisennase Rhinolophus rouxi (Chiroptera)

Dissertation
an der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
Walter Metzner
aus Lauingen a.d. Donau

München, November 1988

1. Berichterstatter: Prof. Dr. G. Schuller
2. Berichterstatter: Prof. Dr. G. Neuweiler

Tag der mündlichen Prüfung: 23.12.1988

Inhaltsverzeichnis:

	Seite
1. Zusammenfassung	1
2. Einleitung	5
3. Material und Methode	13
3.1. Versuchstiere	13
3.2. Stereotaktische Methode	13
3.2.1. Präparation	13
3.2.2. Stereotaktische Apparatur	14
3.2.3. Abtasten und Anpassen der Schädelprofile	15
3.3. Penetrationsraster	15
3.4. Verifikation der Ableitorte	15
3.5. Reizgebung	16
3.5.1. rückgespielte Vokalisation	16
3.5.2. akustische Kunstreize	18
3.5.3. Reizpräsentation	18
3.6. Ableitapparatur und Auswertung der neuro- physiologischen Daten	19
3.7. Tracerinjektionen und histologische Aufarbeitung	20
4. Ergebnisse	23
4.1. neuronale Wechselwirkung zwischen Vokalisation und auditorischer Verarbeitung	23
4.2. Eigenschaften der audio-vokal aktiven Neurone	38
4.2.1. Typ 1 Neurone	42
4.2.2. Typ 2 Neurone	52
4.2.3. Typ 3 Neurone	57
4.2.4. Typ 4 Neurone	59
4.2.5. Typ 5 Neurone	65
4.3. Lokalisation der fünf verschiedenen Neuronentypen	67
4.4. nur akustisch aktivierbare Neurone in der Paralemniskalen Zone	70
4.5. Zusammenfassung der physiologischen Eigen- schaften der Neurone der Paralemniskalen Zone	74
4.6. anatomische Verbindungen der Paralemniskalen Zone (Injektion von WGA-HRP)	76
4.6.1. Endgebiete retrograder Markierung (Eingänge zur Paralemniskalen Zone)	77
4.6.2. Endgebiete anterograder Markierung (Ausgänge der Paralemniskalen Zone)	78

4.7.	anatomische Verbindungen des Rostralpols des Colliculus inferior (Injektion von WGA-HRP)	88
4.7.1.	Endgebiete retrograder Markierung (Eingänge)	88
4.7.2.	Endgebiete anterograder Markierung (Ausgänge)	89
4.8.	anatomische Verbindungen des dorsalen und intermediären Lateralen Lemniskuskernes (Injektion von WGA-HRP)	100
4.8.1.	Verbindungen des dorsalen Lateralen Lemniskuskernes	100
4.8.2.	Verbindungen des intermediären Lateralen Lemniskuskernes	105
4.9.	Lagebeziehung der Paralemniskalen Zone zu mit ihr in Verbindung stehenden Hirnstrukturen	109
5.	Diskussion	111
5.1.	Homologisierung des als Paralemniskale Zone bezeichneten Gebietes mit Gebieten bei anderen Säugern	111
5.2.	Die Paralemniskale Zone und eine Einbindung in die Vokalisationsansteuerung	115
5.2.1.	Hinweise aus anatomischen Untersuchungen	115
5.2.1.1.	Verbindungen zur Vokalisationsmotorik	115
5.2.1.2.	Eingänge aus übergeordneten vokalisations-involvierten Strukturen	120
5.2.2.	Hinweise aus den physiologischen Eigenschaften der Neurone in der Paralemniskalen Zone	124
5.2.3.	Auslösung von Vokalisation durch elektrische Reizung	127
5.3.	Die funktionelle Stellung der Paralemniskalen Zone im Zusammenhang mit der Verarbeitung auditorischer Reize	128
5.4.	Die mögliche Bedeutung der Paralemniskalen Zone in anderen Funktionszusammenhängen	139
5.4.1.	Atmung	139
5.4.2.	Ohrbewegungen	139
5.4.3.	Mittelohrmuskelreflex	143
5.4.4.	Unterdrückung der akustische Schreckreaktion auf die eigene Vokalisation	145
5.5.	Schlußbemerkung	
6.	verwendete Abkürzungen	149
7.	Literaturverzeichnis	152

1. Zusammenfassung

1) Es wurde die Entladungsaktivität von 755 Einzelzellen im Mittel- und Stammhirn von Rhinolophus rouxi bei Vokalisation und auf akustische Reizung getestet. Davon wiesen 189 Neurone Aktivitäten auf, die sich bei Vokalisation der Hufeisennase in einem anderen Entladungsmuster äußerten als auf die rückgespielte Vokalisation und akustisch nahezu identische Kunstreize. Diese Neurone werden als audio-vokal aktive Neurone bezeichnet.

2) Die audio-vokal aktiven Neurone sind in einem cytologisch und faserarchitektonisch abgrenzbaren Gebiet im dorsalen lateralen Tegmentum lokalisiert (Abb.5, 6). Aufgrund physiologischer Eigenschaften der Neurone (Abb.23,24) und cytologischer Merkmale gliedert es sich zumindest in einen rostralen (Abb. 6a-e) und einen caudalen Teil (Abb.6f-h).

3) Eine Homologisierung dieses tegmentalen Gebietes mit Hirnbereichen bei anderen Säugern ist schwierig. Sehr wahrscheinlich entspricht es der bei der Ratte beschriebenen Paralemniskalen Zone (Paxinos und Watson 1986).

4) Die Einzelzellaktivitäten der audio-vokalen Neurone lassen sich in fünf Typen unterteilen (Abb.7). Gemeinsamkeiten dieser Neuronenklassen sind: erstens, ihre Aktivität ist nicht zur Atmung ohne begleitende Vokalisation korreliert. Die typischen Entladungsmuster treten nur dann auf, wenn die Ausatmung mit einer Lautäußerung verbunden ist (Abb.8). Zweitens, alle audio-vokal aktiven Neurone sind spontanaktiv, wobei die Höhe der Spontanaktivität bei Typ 1 und 3 Neuronen dann, wenn das Tier vokalisationsaktiv ist, höher ist als während der Zeit, wenn das Tier nicht vokalisiert (Abb.7). Drittens, die Entladungsaktivität auf akustische Reize zeigt bei fast allen Neuronen der fünf Klassen ein phasisches oder phasisch-tonisches Muster (untere Hälfte der Teilabbildungen in Abb.7). Die excitatorischen Bestfrequenzen liegen bei 183 von 189 audio-vokal aktiven Neuronen (97%) in einem Frequenzbereich, der von der Ruhefrequenz bis zu maximal 6kHz oberhalb davon reicht

(Abb.9), wobei 128 von 189 Neuronen (68%) Bestfrequenzen im Bereich bis zu nur 2kHz oberhalb der Ruhefrequenz aufweisen. Die Neurone sind damit auf denjenigen Frequenzbereich abgestimmt, in den dopplerverschobene Echofrequenzen fallen.

5) Der weitaus häufigste Entladungstyp ist der der Typ 1 Neurone (94 von 189 Neuronen, 50%). Während der Vokalisation ist die Spontanaktivität gehemmt. Akustische Reize werden demgegenüber mit excitatorischer Aktivität beantwortet (Abb.7,10,11,13). Die Form der Abstimmkurve, die akustische Bestfrequenz im Frequenzbereich oberhalb der Ruhefrequenz, die Dynamikkennlinie und die Sensitivität gegenüber kleinen Frequenzveränderungen um die Bestfrequenz herum finden in solchen Echoparametern eine Entsprechung, die bei unterschiedlich weit dopplerverschobenen Echosignalen auftreten.

6) Typ 2 Neurone zeigen bereits bis zu 50ms, Typ 4 Neurone bis zu 150ms vor Einsetzen der Lautäußerung tonische Aktivität (Abb.7,15,19). Die Höhe dieser Aktivität ist abhängig von wichtigen Parametern der Vokalisation. So ist sie bei Typ 2 Neuronen mit der Dauer und bei Typ 4 Neuronen mit der Frequenz der Ortungslaute korreliert (Abb.16,17,20). Eine kürzere Lautlänge beziehungsweise niedrigere Frequenz entsprechen einer erhöhten Aktivität. Akustische Reizung erzeugt bei Neuronen des 2. Typs phasisch-tonische bei denen des 4. Typs eine sich habituierende phasische Aktivität oder auch Hemmung (Abb.7,15,19).

7) Bei Simulation der Echoortungssituation durch Ankoppelung eines akustischen Reizes an die Vokalisation erweist sich bei Typ 1, 2 und 4 Neuronen für die Stärke der Beantwortung des simulierten Echsignals dessen zeitlicher Abstand zur vorausgegangenen Vokalisation als entscheidend (Abb.12,14,21). Das Auftreten dieser zeitabstands-abhängigen Effekte ist gebunden an die Lautäußerung der Fledermaus. Sie läßt sich nicht durch einen akustisch nahezu identischen Reiz ersetzen (Abb.12,21). Bei Typ 1 und 4 Neuronen entsprechen die maximal beantworteten Zeitabstände denjenigen zeitlichen Überlappungen zwischen Echo

und vorangegangener Vokalisation, die zur Auslösung des Dopplereffekt-Kompensationsverhaltens bei Hufeisennasen nötig sind.

8) Die fünf Typen audio-vokal aktiver Neurone sind in unterschiedlichen Gebieten der Paralemniskalen Zone lokalisiert (Abb. 24,25). Typ 4 und 5 Neurone sind vor allem im rostralen Bereich, Typ 1, 2 und 3 Neurone im caudalen Bereich der Paralemniskalen Zone zu finden. Ihre Vorkommen überlappen sich aber teilweise gegenseitig.

9) Neben den 189 audio-vokal aktiven Neuronen sind auch 118 Neurone (35%) in der Paralemniskalen Zone lokalisiert, die sich nur durch akustische Reize aktivieren lassen. 91% der bestimmten Bestfrequenzen liegen in einem Bereich, der Frequenzen zwischen der Ruhefrequenz bis zu 7kHz oberhalb davon umfaßt (Abb.25). 29 Neurone (25%) weisen in ihren Antwortmustern sehr große Ähnlichkeit zu den akustischen Antworten der Typ 1 Neurone auf (Abb.26). Etwa 8% (28 von 335 Einzelzellen) der Neurone in der Paralemniskalen Zone weisen zu keiner der getesteten Reizqualitäten (Vokalisation, Vokalisation und angekoppelter akustischer Reiz, akustische Einzel- und Doppelpulsreizung, Atmung und Ohrbewegung) Antwortkorrelationen auf.

10) Nach Injektion von Weizenkeim-gekoppelter Merrettichperoxidase in die Paralemniskale Zone (Abb.27-34) ergeben sich afferente akustische Verbindungen sowohl aus der klassischen aufsteigenden Hörbahn, wie auch über einen zweiten Weg, den des zentralen akustischen Traktes (Abb.50). Über ihn könnte akustische Information schnell zu motorisch aktiven Zentren geführt werden (Kobler et al. 1987). Afferenzen aus höherstehenden Zentren, die möglicherweise in die Vokalisationssteuerung eingebunden sind, erhält die Paralemniskale Zone über hypothalamische Strukturen und Randgebiete um den Zentralkern des Colliculus inferior (Abb.51). Es finden sich auch Verbindungen aus der Substantia nigra, dem Colliculus superior, einem Zellgebiet medial des Nc.facialis und anderen Bereichen der Formatio reticularis.

11) Efferente Verbindungen besitzt die Paralemniskale Zone zu Gebieten, die in sehr unterschiedlichen Funktionszusammenhängen stehen. Es sind keine Verbindungen zu eindeutig der klassischen aufsteigenden Hörbahn zuzuordnenden Strukturen ausgeprägt. Verbindungen finden sich beispielsweise zu Randstrukturen um den Zentralkern des Colliculus inferior, zum Colliculus superior und zu verschiedenen motorischen Endkernen, so dem medialen Teil des Nc.facialis, dem motor. Nc.trigeminus und (schwach ausgeprägt) auch zum Nc.ambiguus. Auch die medial und caudal an den Nc.facialis angrenzenden Formatio reticularis ist Zielgebiet von Projektionen aus der Paralemniskalen Zone. Es wurden keine Verbindungen zum Nc.parabrachialis gefunden.

12) Die physiologischen Eigenschaften der audio-vokal aktiven Neurone werden durch die anatomisch nachgewiesenen afferenten Eingänge aus überwiegend auditorischen Verarbeitungszentren und aus Strukturen, die sehr wahrscheinlich in die Vokalisationsansteuerung eingebunden sind, unterstützt. Die efferenten Verbindungen zu Strukturen unterschiedlicher Funktionskreise (Abb.28), sowie die Vielzahl unterschiedlicher Aktivitätsmuster der audio-vokal aktiven Neurone der Paralemniskalen Zone (Abb.7) lassen vermuten, daß die paralemniskalen Neurone in vielfältiger Weise in die Übertragung auditorischer Information und von Information über die Vokalisationsansteuerung in motorische Kommandos verknüpft sind. Die diskutierten Funktionszusammenhänge sind zum einen die Ansteuerung der Vokalisation, vor allem in Abhängigkeit von akustischen Reizen wie sie im Zusammenhang mit dem Dopplereffekt-Kompensationsverhalten auftreten. Es wird ein Modell zur Regelung der Vokalisationsfrequenz in Abhängigkeit von der Frequenz des Echsignals vorgestellt. Desweiteren werden die Ansteuerung der Ohrbewegungen sowie die Unterdrückung der akustischen Schreckreaktion auf die Eigenvokalisation als mögliche Funktionskreise erörtert.

2. Einleitung

Das Verhalten eines Tieres ist bestimmt von der Umsetzung sensorischer Information in motorische Muster. Unter neuroethologischem Aspekt lassen sich hierbei drei Fragenkomplexe unterscheiden. Zum einen die Frage nach der sensorischen Abbildung und zentralnervösen Verarbeitung der Informationen aus der Umwelt, zum anderen die Frage nach der Repräsentation und Ansteuerung der entsprechenden motorischen Muster und letztlich auch die Suche nach der Art und Weise der internen neuronalen Wechselwirkung der sensorischen Eingangsinformation mit dem motorischen Ausgang.

Echoortende Fledermäuse und speziell solche aus der Familie der Hufeisennasen (Rhinolophidae) sind ideale Objekte, die neuroethologische Frage nach der senso-motorischen Wechselwirkung zwischen der Verarbeitung auditorischer Information über die Umwelt und der Ansteuerung der entsprechenden Motorik, der Vokalisation zu untersuchen:

Das Lautrepertoire dieser Tiere besteht hauptsächlich aus Echoortungsrufen, die stereotyp geäußert werden und deren akustische Parameter gut charakterisierbar sind. Bei Hufeisennasen (Rhinolophus) gliedern sie sich in einen langen, konstantfrequenten Anteil (cf Teil) und einen kurzen, nach tieferen Frequenzen hin modulierten Anfangs- und Schlußteil (fm Teil). Bei den in dieser Untersuchung verwendeten ceylonesischen Hufeisennasen, Rhinolophus rouxi, schwankt die Dauer der Ortungslaute zwischen 30 und 50ms, wobei die Frequenz des cf Teils bei nicht fliegenden Tieren zwischen 74 und 79kHz liegt ("Ruhefrequenz", =rf) (vergleiche Abb.1). Die fm Teile überstreichen einen Frequenzbereich von ca. 15kHz. Die Intensität der Laute variiert zwischen 100 und 120dB SPL (in etwa 15cm Abstand vom Kopf des Tieres gemessen). In bestimmten Verhaltenssituationen kann der Ortungslaut auch deutliche Anteile der Grundfrequenz bei den halben der oben angegebenen Frequenzen aufweisen. Die Intensität dieser Grundfrequenzanteile kann die der oberen Harmonischen erreichen. Normalerweise sind sie aber um 20 bis 40dB gegenüber dieser abgeschwächt (Neuweiler et al. 1987).



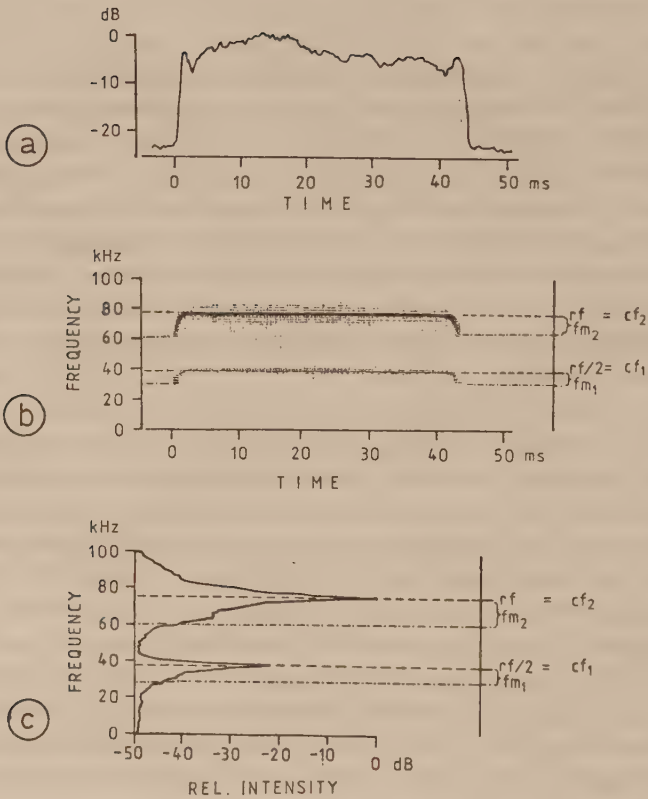


Abb.1 Repräsentativer Echoortungslaut von Rhinolophus rouxi. a. Umhüllende, b. Sonogramm, c. Frequenz-Intensitätsverlauf ("power spectrum"). Beachte die harmonische Zusammensetzung. Einzelheiten siehe Text. cf_1, cf_2 : konstantfrequenter Anteil des Ortungslautes bei der Grundfrequenz (cf_1) und bei der ersten Harmonischen (cf_2). fm_1, fm_2 : frequenzmodulierter Anteil des Ortungslautes im Bereich der Grundfrequenz (fm_1) und bei der ersten Harmonischen (fm_2).

Die akustische Raumorientierung und das Beutefangverhalten mithilfe der Echoortung spiegeln sich bei echoortenden Fledermäusen in einer Hypertrophie des gesamten auditorischen Systems wieder (z.B. Henson 1970). Insbesondere bei Fledermäusen mit ausgeprägten konstantfrequenten Lautanteilen, wie beispielsweise Hufeisennasen, sind die Neurone, die auf die Verarbeitung dieser cf Komponente abgestimmt sind, zahlenmäßig und räumlich überrepräsentiert. Das gilt für jede Verarbeitungsstufe vom peripheren Hörsystem bis zum Cortex (z.B. Bruns 1976, Neuweiler und Vater 1977, Casseday et al. 1988, Metzner und Radtke-Schuller 1987, Schuller und Pollak 1979, Ostwald 1984). Diese Population von Neuronen besitzt außerdem ausgesprochen scharfe Abstimmeeigenschaften. Es finden sich Q_{10dB} -Werte von bis zu 400 (der Q_{10dB} -Wert ist definiert als der Quotient aus der Frequenz bei der minimalen Erregungsschwelle des Neurons dividiert durch die Breite der Abstimmkurve 10dB oberhalb dieses Schwellenwertes).

Ein weiterer Grund, der Hufeisennasen für die neuroethologische Forschung interessant macht, ist eine besondere Verhaltensweise. Diese tritt im Zusammenhang mit physikalisch bedingten Veränderungen des Echsignals während des Fluges dieser Tiere auf. Beim Flug verschiebt sich die Frequenz des cf Teiles im Echo aufgrund von Dopplereffekten. Das bewirkt, daß die Echoinformation nicht mehr im schmalbandigen "Frequenzfenster" des Hörsystems von Hufeisennasen (Neuweiler 1970) zu liegen kommt. Die Hufeisennasen kompensieren eine derart verursachte Verschiebung zu höheren Echofrequenzen hin dadurch, daß sie die Frequenz des nächstausgesandten Lautes um einen entsprechenden Betrag absenken (Schnitzler 1968). Dieses Dopplereffekt-Kompensationsverhalten setzt allerdings nur dann ein, wenn das Echo gewisse Bedingungen erfüllt. Es muß mindestens 200 bis 300Hz und darf höchstens bis zu 4kHz von der Ruhefrequenz abweichen. Desweiteren muß das Echosignal innerhalb eines bestimmten Zeitintervalls zum Beginn der vorhergegangenen Lautäußerung eintreffen und eine bestimmte Mindestintensität besitzen (Schnitzler 1968, Schuller 1974, 1977, 1986, Schuller et al. 1973, 1974, Schuller und Suga 1976). Bei der Rouxschen Hufeisennase ist dieses Zeitfenster bis maximal 20ms nach Vokalisationsbeginn geöffnet. Die Echointensität darf

höchstens um 45dB gegenüber der eigenen Lautäußerung abgeschwächt sein (Neumann 1986).

Hufeisennasen kompensieren simulierte Dopplereffekte auch unter elektrophysiologischer Ableitsituation (Schuller et al. 1974). Das gestattet, dieses Verhalten auch neurophysiologisch zu untersuchen.

Während die aufsteigende Hörbahn bei Fledermäusen und anderen Säugern relativ gut bekannt ist (z.B. Pollak und Casse-day 1988), sind die in die Vokalisationsansteuerung involvierten Strukturen nur bruchstückhaft untersucht. Es liegen Ergebnisse von elektrophysiologischen Ableitungen aus den die Kehlkopfmuskulatur ansteuernden Nerven, dem Oberen (N.laryngeus superior) und Unteren Larynxnerven (N.recurrens) vor (Schuller und Rübsamen 1981, Rübsamen und Schuller 1981). Die Entladungsrate des Oberen Larynxnerven korreliert linear mit der Frequenz des ausgesandten Lautes. Die Entladungseigenschaften des Unteren Larynxnerven deuten darauf hin, daß durch ihn der Beginn und das Ende einer Lautäußerung gesteuert werden.

Rübsamen und Betz (1986) und Rübsamen und Schweizer (1986) untersuchten den motorischen Endkern der Vokalisationsansteuerung, den Nc.ambiguus bei der Hufeisennase Rhinolophus rouxi neurophysiologisch und mithilfe von Tracerinjektionen. Sie beschreiben mehrere Gruppen unterschiedlicher Entladungstypen von Motoneuronen. Die Entladungsaktivitäten ließen sich dem zeitlichen Verlauf der Vokalisation (Beginn und Ende) und der Frequenz des ausgesandten Lautes zuordnen. Wie im Oberen Larynxnerven entsprach eine niedrigere Vokalisationsfrequenz einer verminderten Entladungsrate der Motoneurone. Die Aktivität von etwa zwei Drittel der abgeleiteten Neurone war sowohl zur Vokalisation als auch zur Atmung korreliert. Nur etwa ein Drittel wies eine Entladungskorrelation ausschließlich zur Vokalisation der Hufeisennase auf. Die anatomischen Untersuchungen ergaben vielfältige afferente Verbindungen aus möglicherweise übergeordneten Strukturen des "absteigenden Vokalisationssystems" wie dem Periaquäduktalen Grau und dem Nc.cuneiformis. Auch aus motorischen "Kontrollzentren" wie dem Nc.ruber und dem frontalen Cortex, sowie aus dem Colliculus superior und verschiedenen Strukturen des Tegmentums fanden sich Afferenzen zum Nc.ambiguus.

Schuller und Radtke-Schuller (1988) haben bei derselben Fledermausart auf Stamm-, Mittel- und Zwischenhirnniveau mikroelektrische Reizungen vorgenommen und dabei in tiefen Schichten des Colliculus superior, im Nc.mesencephalicus profundus, um den Nc.cuneiformis und in einem Gebiet rostral und medial des Lateralen Lemniskus spezifisch Vokalisation auslösen können. Im cingulären Cortex konnten Gooler und O'Neill (1987) ebenfalls mikroelektrisch Ortungslaute bei der neuweltlichen Schnurrbartfledermaus Pteronotus parnellii auslösen. Dabei waren die Vokalisationsfrequenzen topographisch entlang der rostro-caudalen Achse abgebildet. Die Latenzen bis zum Beginn des ausgesandten Ortungsrufes variierten zwischen 50 und 275ms.

Bei Primaten liegen neurophysiologische Untersuchungen nur von der Arbeitsgruppe um Larson (1986) vor. Sie beschränken sich auf Ableitungen und Mikrostimulationen im Zentralen Höhlengrau bei Macaca nemestrina und M.fascicularis. Es fanden sich neuronale Entladungsmuster, die linear mit der Frequenz, aber auch der Dauer und der Intensität der Vokalisation korreliert waren. Mikrostimulation dieses Gebietes führte mit einer Latenz von 15 bis 20ms zu einer Vokalisation.

Die Arbeitsgruppe um Jürgens untersucht vor allem durch Läsions- und Tracerinjektionsexperimente an Totenkopffaffen, Saimiri sciureus, mögliche Wege der Vokalisationsansteuerung (Jürgens 1976, 1979, 1982, Jürgens und Müller-Preuss 1977, Jürgens und Pratt 1979, Jürgens und Ploog 1981, Jürgens und Kirzinger 1985, Kirzinger und Jürgens 1982, 1985, Thoms 1988). Sie gliedern das die Vokalisation ansteuernde System in hierarchisch organisierte Strukturen und beschreiben einen absteigenden Weg der Vokalisationsansteuerung vom anterioren cingulären Cortex über das caudale Zwischenhirn und das Periaquäduktale Grau zum Nc.ambiguus. Dieser Weg würde über mindestens eine Synapse im Zentralen Höhlengrau verlaufen.

Eine Reihe älterer Arbeiten beschäftigt sich mit der Vokalisationssteuerung auf der Ebene des Mittelhirns und Hirnstamms bei der Katze. Strukturen, in denen Lautäußerungen durch elektrische Reizung ausgelöst werden konnten, sind das Periaquäduktale Grau und umgebende Gebiete (z.B. Nc.cuneiformis), sowie Areale antero-ventral des Colliculus inferior (Magoun et al. 1937, Kanai und Wang 1962). Läsionen vergleich-

barer Strukturen führten zum Ausfall der Vokalisation (Kelly et al. 1946, Skultety 1958). In einer neueren Studie lösten Altafullah et al. (1988) Vokalisation im Hypothalamusbereich der Katze aus. Diese Lautäußerungen waren allerdings von emotionalen Reaktionen, wie z.B. Drohgebärden des Tieres begleitet.

Beeinflussungen der Verarbeitung von Hörinformation durch die Vokalisation sind von verschiedenen Autoren beschrieben worden. So wird während der Vokalisation bei Fledermäusen durch Aktivierung des Mittelohrmuskelreflexes die akustische Übertragungseigenschaft des Mittelohres herabgesetzt und für die nachfolgend eingehende, leisere Echoinformation "freigehalten" (Henson 1965, Suga und Jen 1975, 1977). Pietsch und Schuller (1987) haben für die Rouxsche Hufeisennase eine Abschwächung von im Innenohr gemessenen Mikrofonpotentialen bei Lautäußerung von bis zu 12 dB gemessen. Neben diesem peripheren Abschwächungsmechanismus fanden Suga und Schlegel (1972, 1973) und Suga und Shimozawa (1974) aber auch neuronale Abschwächung auditorischer Reize während der Lautäußerung bei der Fledermausart Myotis grisescens. Die neurale Antwort von Summenpotentialen aus der Umgebung des Oberen Olivenkomplexes oder des Lateralen Lemniskus war auf die Eigenvokalisation der Tiere um etwa 15 bis 25dB gegenüber der Antwort auf rein akustische Reize herabgesetzt. Müller-Preuss (1981 und 1988) beschreibt vereinzelte Neurone in der Umgebung des Colliculus inferior, des Medialen Kniekörpers und im auditorischen Cortex des Totenkopffaffen, die bei Vokalisation eine Hemmung der Spontanaktivität zeigten, dagegen aber bei akustischer Reizung erhöhte Aktivität aufwiesen. Die akustisch relevanten Parameter wurden allerdings nicht beschrieben. Neurone, die nur bei vorausgegangener Lautäußerung beuterelevante akustische Reize beantworteten, sind von Schuller (1979) für den Colliculus inferior der Großen Hufeisennase, Rhinolophus ferrumequinum, beschrieben worden. Hier wurden bestimmte akustische Reize, die Echosignale von flügelschlagenden Beuteinsekten simulierten (Schnitzler et al. 1983, Schuller 1984), nur dann kodiert, wenn sie zeitlich mit einer vorausgehenden Vokalisation überlappten. Da bei diesen Echoortungssimulationen die Vokalisation aber nicht spontan erfolgte, sondern künstlich durch

elektrische Reizung in nahegelegenen tegmentalcn Strukturen ausgelöst wurde, können Einflüsse der elektrischen Reizung auf das Antwortverhalten der Neurone nicht völlig ausgeschlossen werden. Zudem wurde in den Kontrollversuchen, bei der rein akustischen Simulation der Echoortungssituation durch Doppelpulsreizung die harmonische Zusammensetzung des Ortungslautes nicht in Betracht gezogen. Die Arbeiten von Suga und seinen Mitarbeitern über die Kodiermöglichkeiten von Objektentfernungen bei Neuronen im Cortex von Pteronotus parnellii zeigen, daß die harmonische Struktur von Echoortungs Lauten von wesentlicher Bedeutung für die neuronale Verarbeitung sein kann (z.B. O'Neill und Suga 1982, Kawasaki und Suga 1988). Ähnliche neuronale Kodiereigenschaften fanden O'Neill et al. (1985) auch im auditorischen Cortex von Rhinolophus rouxi. Auf Höhe der Verarbeitungsstufe des Mittelhirns von Pteronotus parnellii, im Colliculus inferior, sind von O'Neill (1985) allerdings keine Neurone mit Eigenschaften gefunden worden, wie sie aus dem auditorischen Cortex dieser Fledermausart bekannt sind.

Wie beispielsweise das Dopplereffekt-Kompensationsverhalten der Hufeisennasen zeigt, sind auch Beeinflussungen der Vokalisationsansteuerung durch Informationen aus der auditorischen Verarbeitung zu fordern: die auditorische Information über eine Erhöhung der Echofrequenz gegenüber der Frequenz des Ortungsrufes muß in diesem Verhaltenszusammenhang in ein entsprechendes motorisches Kommando zur Verringerung der Vokalisationsfrequenz umgesetzt werden. Wo und wie diese sensorische Information im Gehirn der Hufeisennasen in motorische Muster übersetzt wird, ist bislang noch völlig ungeklärt.

Es war Ziel dieser Arbeit, nach senso-motorischen Wechselwirkungen zwischen auditorischer Verarbeitung und Vokalisationsansteuerung zu suchen. Dabei sollte auch geklärt werden, ob solch audio-vokale Interaktionen akustischen oder neuronalen Ursprungs sind. Die Ableitungen wurden im Mittel- und Stammhirn in Bereichen des ventralen Colliculus inferior, in den Kernen des Lateralen Lemniskus und angrenzenden Strukturen vorgenommen. Die auditorischen Eigenschaften dieser Gebiete sind durch eigene Vorarbeiten und Angaben aus der Literatur relativ gut charakterisiert (Metzner und Radtke-Schuller 1987

für den Lateralen Lemniskus, Möller 1978, Möller et al. 1978, Pollak und Schuller 1978, Schuller 1979, Schuller und Pollak 1979, O'Neill 1985 für den Colliculus inferior). Außerdem gibt es Vermutungen über eine besondere Bedeutung der Kerne des Lateralen Lemniskus im Zusammenhang mit dem Echoortungsverhalten von Fledermäusen. Diese Kerne weisen anatomisch eine ausgeprägte strukturelle Variabilität beim Vergleich echoortender Fledermausarten untereinander und im Vergleich zu nicht echoortenden Fledermäusen auf (Zook und Casseday 1982a, 1982b, 1985). Sie werden auch als diejenigen Strukturen beschrieben, wo möglicherweise die neuronale Abschwächung der Vokalisation gegenüber nachfolgender Echoinformation stattfindet (Suga und Schlegel 1972, 1973, Suga und Shimozawa 1974). Und nicht zuletzt sind Strukturen antero-ventral des Colliculus inferior, in unmittelbarer Nähe der Kerne des Lateralen Lemniskus in vielen Untersuchungen an unterschiedlichen Tierarten als Gebiete beschrieben worden, die bei der Vokalisationsansteuerung beteiligt sind (für die Hufeisennase Rhinolophus rouxi: Schuller und Radtke-Schuller 1988, für verschiedene andere Fledermausarten: Suga et al. 1973, für die Katze: Magoun et al. 1937, Kelly et al. 1946, Skultety 1958, Kanai und Wang 1962). Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten tegmentalen Strukturen stellen also Gebiet dar, wo auditorische Verarbeitung und Vokalisationsansteuerung in räumlich enger Beziehung zueinander stehen. Inwieweit und eventuell in welcher Art und Weise diese Lagebeziehung auch funktionelle Bedeutung besitzt, ist Gegenstand dieser Arbeit.

3. Material und Methode

3.1. Versuchstiere

Für die hier geschilderten Untersuchungen wurden insgesamt 11 ceylonische Hufeisennasen (Rhinolophus rouxi) verwendet. Die Haltung der Tiere erfolgte in zeitverschobenem 12h Hell-Dunkel-Rhythmus in einem Flugkäfig bei ca. 26°C und bei 85% relativer Luftfeuchte. Während der 4 bis 8 stündigen Versuchssitzungen wurden sie bei 20°C bis 25°C und etwas erhöhter Zimmerluftfeuchte gehalten. Die Tiere wurden ausgewählt nach ihrer spontanen Vokalisationswilligkeit und ihrer Fähigkeit, Dopplereffektkompensation auch unter artifiziellen Bedingungen zu zeigen. Für diesen Test kamen spontan vokalisierende Tiere in eine Testapparatur (Schuller et al. 1974), wo ihnen ihre künstlich frequenzverschobenen Lautäußerungen als simulierte Echos zeitverschoben zurückgespielt wurden. Diejenigen Tiere wurden zum nachfolgenden elektrophysiologischen Experiment herangezogen, die in drei aufeinanderfolgenden Sitzungen konsistent das beste Dopplereffekt-Kompensationsverhalten zeigten.

Die Ruhefrequenzen (rf) der verwendeten Tiere lagen, von Tier zu Tier unterschiedlich, zwischen 74,5 und 79,0kHz. Sie schwankten bei den einzelnen Individuen innerhalb eines Bereichs von 200Hz. Die emittierten Laute hatten eine Intensität zwischen 100 und 115dB SPL (in 16cm Abstand zur Nasenplatte gemessen).

3.2. Stereotaktische Methode

3.2.1. Präparation

Zur Präparation (und während des Versuches) war das Tier zwischen zwei der Körperform angepaßten Hartschaumstoffhälften ("sandwiches") ruhiggestellt. Der Kopf wurde in einem durch Oberkieferabdruck gewonnenen Maulhalter in natürlicher Lage fixiert. Unter Halothanbetäubung und örtlicher Narkose (unter die Kopfhaut injiziertes Novokain) wurde die Kopfhaut dorsal mit einem Medianschnitt von caudal des Hinterhauptabfalls bis

rostral etwa zum Ansatz der Nasalia geöffnet. Über diesem Bereich wurde unter Sichtkontrolle (Binokular Wild M3) die an der Crista sagittalis ansitzende Muskulatur nach lateral bzw. caudal ca. 2mm zur Seite geschoben. Mittels steriler Gelatineschwämmchen (Gelastypt) wurde seitlich nachfließende Gewebsflüssigkeit aufgesaugt. Die Schädeloberfläche wurde anschließend gründlich von Gewebsresten gereinigt. Durch entsprechende links-rechts Neigung des Tieres konnte der Schädel so positioniert werden, daß das Frontalprofil symmetrisch zur Kammitte ausgerichtet war. Mit Schnellkleber (Uhu plus) und Zahnzement (Paladur) wurde über dem Os frontale ein Sockel für die Kopfhalterung (Befestigungsröhrchen, "Nagel") geschaffen. Diese bestand aus einem Messingröhrchen, in das im oberen Abschnitt ein Gewinde für die Halteschraube gebohrt war. Zusammen mit einem kurzen Querstift (Querkanüle) senkrecht zur Rohrachse, der in eine Nut im Tierhalter einrasten konnte, gewährleistete dies das reproduzierbare Einspannen des Schädels in der Horizontalebene: die Kopfhalterung wurde in einem Mikromanipulator so auf den Sockel aufzementiert, daß die kleine Querkanüle immer genau dem Verlauf der Crista sagittalis in rostro-caudaler Richtung folgte. Die indifferente Elektrode wurde rostral des "Nagels" durch ein kleines Loch im Os frontale gesteckt und mittels Gewebekleber (Histoacryl), Zahnzement und Schnellkleber befestigt.

3.2.2. Stereotaktische Apparatur

Zu den Versuchssitzungen wurde das Tier in reproduzierbarer Weise in eine stereotaktische Apparatur eingespannt (siehe Schuller et al. 1986). Sie bestand aus einer Halterung für das Tier, die sich um zwei Raumachsen (medio-lateral = x-Achse und rostro-caudal = y-Achse) bewegen ließ. Die vertikale (dorso-ventrale) Bewegungsrichtung der Elektrodenhalterung (Hydraulikvorschub, Frederick Haer) definierte die z-Achse. Eine auf dem Halter des "Nagels" angebrachte Markierung legte den Bezugspunkt des Koordinatensystems fest (Nullpunkt). Er war unabhängig von der präparationsbedingten Position des fixierten

Schädels. Somit konnten Absolutwerte von Koordinatenpunkten, die z.B. bei verschiedenen Tieren gewonnen wurden, miteinander verglichen werden.

3.2.3. Abtasten und Anpassen der Schädelprofile

Zur Bestimmung der aktuellen Lage des Schädelprofils im Koordinatensystem wurde nach einem festen Schema ein Profil in parasagittaler und frontaler Richtung erstellt. Da die Lage des Gehirns und seiner Strukturen unter der Schädeloberfläche bekannt war, konnte somit der Ausgangswinkel für die Penetrationsfächer durch die jeweils untersuchte Gehirnstruktur bezüglich der Standardschnitte im Hirnatlas von Rhinolophus rouxi (Radtke-Schuller unveröffentlicht) festgesetzt werden.

3.3. Penetrationsraster

Ausgehend von jeweils einem Punkt auf der Hirnoberfläche wurden der ventro-caudale Colliculus inferior, die Kerne des Lateralen Lemniskus und daran rostral und medial angrenzende tegmentale Bereiche des Hirnstammes mit Penetrationsfächern überzogen. Der Winkelabstand zwischen den einzelnen Penetrationen betrug sowohl in rostrocaudaler als auch mediolateraler Richtung 3° bis 7° . In der Abb.7 sind summarisch alle Einzelzellableitungen derjenigen Versuchstiere in frontaler Ansicht dargestellt, die zu den physiologischen Untersuchungen herangezogen wurden (AV1,7,8,9,10,11,14).

3.4. Verifikation der Ableitorte

Zur Verifikation der gewählten Penetrationsmuster wurden in definierten Winkeln Stromläsionen gesetzt (1uA / 2min) und diese nach histologischer Aufarbeitung rekonstruiert. Außerdem wurde lokal Weizenkeim-gekoppelte Meerrettichperoxidase (WGA-HRP) injiziert. Die Rekonstruktion der Injektionsorte lieferte eine weitere Verifikation. Jede einzelne Penetration und die Lokalisation der registrierten Einzelzellaktivitäten wurde

mithilfe eines Rechnerprogramms (M.Betz) rekonstruiert. Die Genauigkeit der Lokalisation betrug etwa $\pm 150\mu\text{m}$.

3.5. Reizgebung

Die Entladungsmuster der Neurone wurden korreliert zur spontanen Vokalisation der Tiere, zu zeitlich in unterschiedlicher Weise verzögert rückgespielten Ortungslauten (mit und ohne Frequenzverschiebung gegenüber der vorausgegangenen Vokalisation), zu akustischen Kunstreizen (Einzel- und Doppelpulse) und zur Atmung. Teilweise wurden auch Antwortkorrelationen zur Ohrbewegung überprüft.

3.5.1. rückgespielte Vokalisation

Während der Suche nach Einzelzellaktivitäten bestanden die Reize in vokalisationsaktiven Phasen aus der Vokalisation selbst und der bezüglich des Vokalisationsbeginns um 60ms zeitverzögert rückgespielten Lautäußerung. Wenn das Tier nicht vokalisierte, wurden akustische Kunstreize verwendet, deren Zusammensetzung weiter unten geschildert wird. Die Intensität der rückgespielten Vokalisation lag um 20 bis 30dB unter dem der eigenen Lautäußerung. Das entspricht nach Messungen von Pietsch und Schuller (1987) dem, was die Hufeisennase von ihrer eigenen Lautäußerung während der Vokalisationsaussendung hört.

Die Ortungslaute der Fledermäuse wurden über ein in 15cm Abstand vor dem Nasensattel der Fledermaus angebrachtes 1/4 inch Kondensatormikrofon (Brüel und Kjaer, type 4135) mit nachgeschaltetem Vorverstärker (Brüel und Kjaer, type 2618) aufgenommen und über einen Meßverstärker (Brüel und Kjaer, type 2610) in einen modifizierten Zwischenspeicher (Vuko Transientenrecorder, 64k, sample rate 1MHz) gegeben, aus dem das Signal zeitverzögert zwischen 1ms und 63ms bezüglich des Beginns der Lautäußerung wieder ausgelesen wurde. Anschliessend konnte dieses Signal in seiner Frequenz verändert werden (vergleiche Abb.2; Einzelheiten siehe Schuller et al. 1974). Damit war die Simulation von Dopplereffekten möglich.

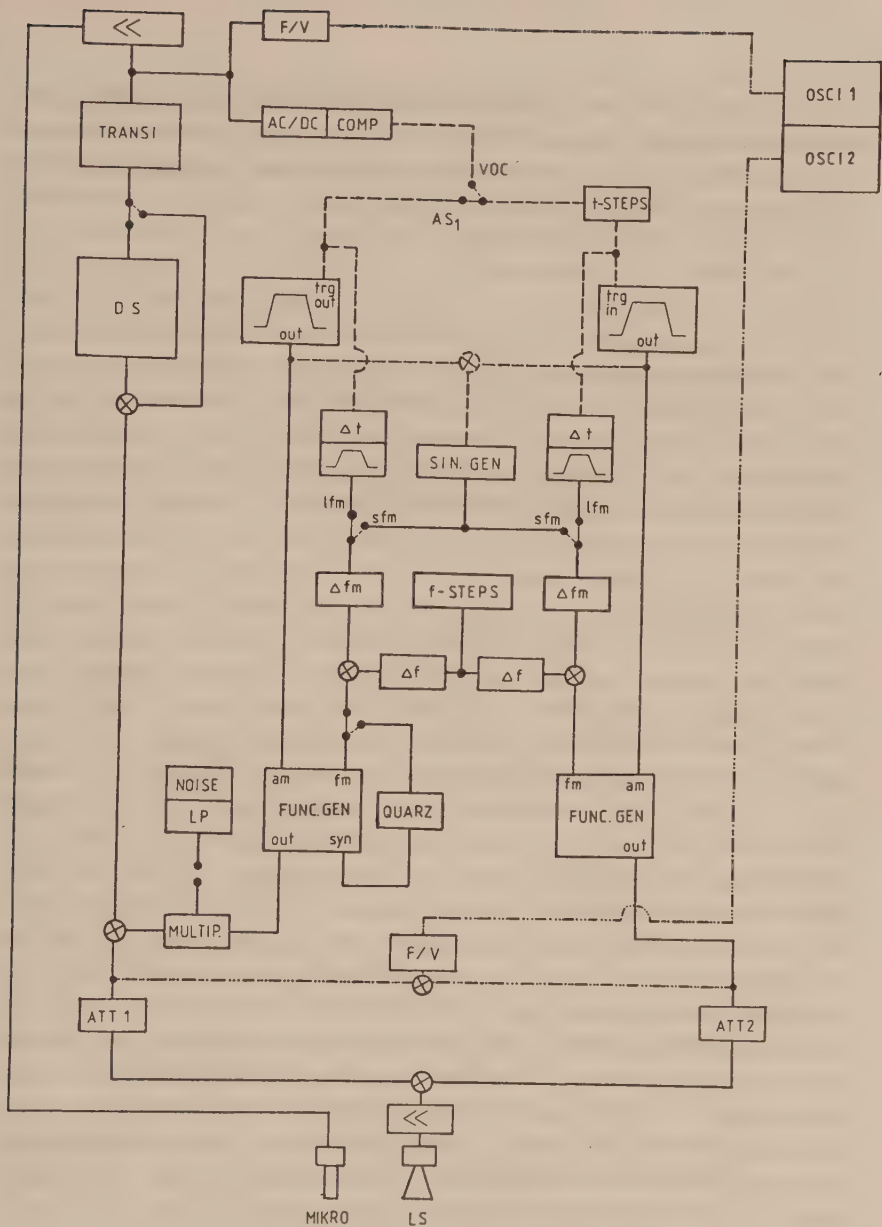


Abb.2 Blockschaltbild der verwendeten Reizapparatur. Einzelheiten siehe Text. ATT: Abschwächer. COMP: Komparator. DS: Apparatur, um künstlich Frequenzverschiebungen zu produzieren. F/V: Frequenz-Spannungs-Wandler. lfm: lineare Frequenzmodulation. LP: Tiefpaß. LS: Lautsprecher. sfm: sinusförmige Frequenzmodulation. TRANSI: digitaler Zwischenspeicher. trg: Trigger.

Die Frequenz der Ortungslaute wurde über einen Frequenz-Spannungs-Wandler (Eigenbau) zur Registrierung auf den Rechner gegeben. Die Atmung konnte mittels eines thermosensitiven Kleinstwiderstandes (Thermistor, Eigenbau) registriert werden.

3.5.2. akustische Kunstreize

Die akustischen Kunstreize bestanden aus einfachen Reintönen und Simulationen des Echoortungslautes (konstantfrequenter Teil und linear frequenzmodulierte Anteile zu Beginn und am Ende des Reintones mit Berücksichtigung der harmonischen Zusammensetzung, vergleiche Abb.1). Außerdem kamen sinusförmig frequenzmodulierte Pulse und Rauschsignale von 5 bis 20kHz Bandweite und unterschiedlicher Trägerfrequenz zur Anwendung. Die Dauer der Kunstreize betrug 40ms mit einer Anstiegs- und Abfallszeit von 1ms. Die Frequenz dieser Reize wurde kontinuierlich zwischen 10 und 115kHz variiert. Erzeugt wurden die Pulse von einem Funktionsgenerator (Exact function generator M 519), dessen amplitudenmodulierender VCA-Eingang von einem Pulsgenerator (Hewlett Packard 8012 bzw. 8002) gesteuert wurde. Für die Erzeugung sinusförmig frequenzmodulierter (SFM) Pulse wurde das Ausgangssignal eines anderen Funktionsgenerators (Wavetek M 189), der die verschiedenen Modulationsfrequenzen lieferte, über in definierten Stufen wählbare Abschwächer (Eigenbau) (Modulationstiefe) auf den frequenzmodulierenden VCG-Eingang des Exact 519 gegeben. Zusätzlich war es noch möglich, eine sich schrittweise verändernde Gleichspannung unterschiedlicher Schrittweite und -höhe (W-P instruments scope raster/stepper Mod. 140 A) auf den VCG-Eingang des Exact zu legen. Dadurch konnte die Trägerfrequenz des Reizsignals stufenweise verändert werden. Rauschsignale unterschiedlicher Bandweiten (unterschiedliche Tiefpaßfilterung) konnten durch Multiplikation mit dem Ausgangssignal des ersten Exact-Funktionsgenerators erzeugt werden.

3.5.3. Reizpräsentation

Das Ausgangssignal der Exact-Funktionsgeneratoren oder die rückgespielte Vokalisation wurden über einen Abschwächer (Hewlett Packard Attenuator 350 D), einen Vorverstärker (Brüel und

Kjaer power amplifier, type 2713) und einen Vorspannungsgenerator (Eigenbau, 240V DC) auf einen Ultraschalllautsprecher (Eigenbau) geführt. Die Schwankungsbreite der abgestrahlten Intensität betrug zwischen 25kHz und 115kHz maximal 5dB. Die Verzerrungen, die dieser Lautsprecher lieferte, ergibt bei Grundfrequenzen von 20kHz bzw. 30kHz und einer Intensität von 100dB SPL demgegenüber eine Abschwächung der ersten Harmonischen von mindestens 35 bis 40dB.

Die akustische Reizung erfolgte als Freifeldstimulation des kontralateral zur Ableitseite gelegenen Ohres. Der Lautsprecher war in einem Winkel von 30° lateral und 10° ventral zur Lotrechten auf die Nasenplatte angebracht. Er lag somit im optimalen Bereich der Richtcharakteristik des Ohres (vergleiche Pietsch und Schuller 1987).

3.6. Ableitapparatur und Auswertung der neurophysiologischen Daten

Insgesamt wurden an 7 Tieren die Aktivitäten von 755 Einzelzellen getestet. Mehrzellableitungen wurden bei dieser Untersuchung nicht verwendet.

Zur elektrophysiologischen Ableitung bewährten sich am besten zu Mikroelektroden ausgezogene (Campden Instr., Moving-Coil Mikroelectrode Puller, Mod 753) Glaskapillaren aus Borsilikat (Capillary Tubing, Omega Dot, F. Haer) mit Spitzendurchmessern von weniger als 1µm. Gefüllt waren sie mit 3M KCl. Die Widerstände, gemessen bei einem 1000Hz Signal, lagen zwischen 2 und 8MΩ (meist 3MΩ bis 5MΩ). Außerdem kamen noch Wolframelektroden (Micro-Probe Inc., Clarksburg, Maryland, USA) und Platin-Iridium Elektroden (FHC, Brunswick, ME, USA) (Widerstände jeweils 1 bis 2MΩ) zur Anwendung, mit denen aber weniger gute Ableitergebnisse erzielt wurden. Die Mikroelektroden wurden unter Sichtkontrolle (Zeiss OpMi 1) in das im Durchmesser 300 bis 500µm große Schädelloch eingeführt und auf der unter Novocain-Narkose lokal von der Dura mater befreiten Hirnoberfläche positioniert.

Die Ableitsignale wurden über einen Vorverstärker (W-P instruments, Mod. DAM 5A-Differential Preamplifier) 1000-fach verstärkt und durch ein Filter (Electronic Active Filter, Mod.

173) mit einem Bandpaß von ca. 50Hz bis etwa 2kHz geschickt, das zudem nochmals 10-fach verstärkte. Die Ableitung wurde audio-visuell kontrolliert. Mittels eines Fensterdiskriminators (Eigenbau) wurden nur Aktionspotentiale eines festgesetzten Amplitudenbereichs zur Auswertung herangezogen. Somit konnten z.B. Faserableitungen anhand ihrer kurzen Aktionspotentiale und großen Amplituden von extrazellulären Ableitungen von Neuronen unterschieden werden. Die diskriminierten Ableitsignale wurden online auf einen Rechner (LSI 11/23 DEC) gegeben. Dort war es möglich, die zu 32 bzw. 64 Einzelreizen korrelierten Entladungsmuster einzeln (dot-display) und/oder über alle Reizungen gemittelt als Poststimulustime-Histogramm auf dem Bildschirm darzustellen und gegebenenfalls abzuspeichern (zeitliche Mittelungsweite 0,1ms).

Die Auswertung der neurophysiologischen Daten umfaßte die Bestimmung der Antwortkorrelation zur Vokalisation und zu rückgespielten Ortungslauten, die Ermittlung der Abstimmeigenschaften und akustischer Bestfrequenzen, der Q_{10dB} -Werte, der Latenzen (30 bis 40dB oberhalb des Schwellenwertes bei der Bestfrequenz) und der Entladungsmuster. Alle Programme erstellte M.Betz.

3.7. Tracerinjektionen und histologische Aufarbeitung

In zuvor physiologisch charakterisierte Gebiete wurde bei sechs (AV4, 8, 10, 11, 14, AVSC1) Tieren Weizenkeim-gekoppelte Meerrettichperoxidase (WGA-HRP) iontophoretisch appliziert (ca. 10% WGA-HRP, Sigma; 0,9% NaCl; äußerer Spitzendurchmesser 6 bis 10µm; Widerstand etwa 10MΩ). Der Stromfluß betrug 1µA/min (AV4,8,10) bzw. 0.5µA/min (AV11, 14, AVSC1) für 3 bis 4min bzw. 5 bis 7min. Die Injektionsorte und deren relative Ausdehnung sind in Abb.3 dargestellt. Injektionen in die Paralemniskale Zone wurden bei AV8,10 und 11, in den dorsalen Kern des Lateralen Lemniskus bei AV14, in den intermediären Kern des Lateralen Lemniskus (AVSC1) und in den Rostralpol des Colliculus inferior (AV4) vorgenommen. Nach einer Überlebenszeit von etwa 24h wurden die Tiere mit einer Überdosis Nembutal getötet. Die sich unmittelbar daran anschließende Perfusion erfolgte der Reihenfolge nach mit ca. 30ml 0,9%NaCl-

lösung (unter Zugabe von 0,2ml Blugerinnungshemmstoff Liquemin), ca. 100ml Fixierflüssigkeit (1% Paraformaldehyd, 1,25% Glutaraldehyd, 2,5% Saccharose in 0,05m Phosphatpufferlösung), ca. 20ml 5% Saccharoselösung in 0,05m Phosphatpuffer und ca. 20ml 10% Saccharoselösung in 0,05m Phosphatpuffer. Danach wurde das Gehirn aus dem Schädel präpariert und für 10 bis 12h in 22,5% Saccharoselösung mit 0,05m Phosphatpuffer bis zum Einsinken belassen. Anschließend erfolgte die Einbettung in einer genormten Schnittebene (vergleiche Schuller et al. 1986) und das Gefrierschneiden (48µm Schnittdicke, Frontalschnitte). Die Schnitte wurden normalerweise abwechselnd einer TMB-reaktion (Mesulam 1978) und einer DAB-reaktion (Adams 1977) unterzogen und mit Neutralrot bzw. Chresylechtviolett gegengefärbt.

Die Schnitte wurden unter polarisiertem Licht (TMB) oder Durchlicht (DAB) durchgesehen und die Projektionsmuster unter Verwendung des Hirnatlasses von Rhinolophus rouxi (Radtschuller, unveröff.) in entsprechende Frontalschnittvorlagen eingezeichnet. Die Nummern der verwendeten Schnittebenen sind auf diesen Atlas bezogen und werden im folgenden immer mit angegeben. Eine Zuordnung unterschiedlicher Hirnabschnitte zu diesen nummerierten Atlasschnittebenen ist beispielsweise in den Abb. 3 und 5 möglich.

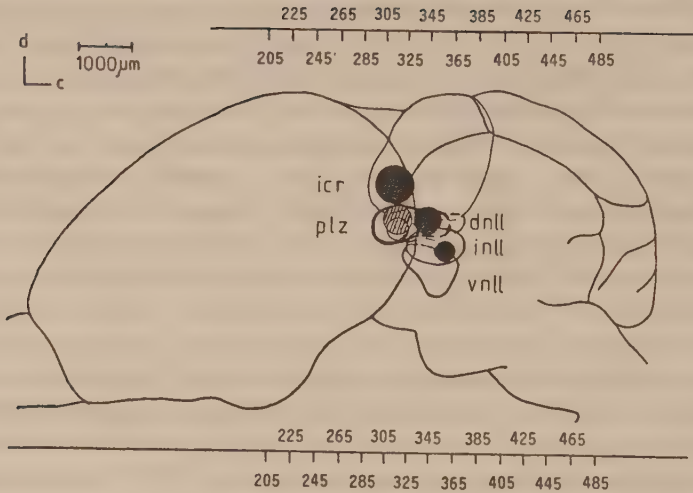


Abb.3 Parasagittale Ansicht der Injektionsorte von Weizenkeim-gekoppelter Meerrettichperoxidase, die zur Darstellung der Projektionsmuster im Ergebnisteil herangezogen werden. Helle Kreise: Injektionen in die Paralemniskale Zone (AV10, AV11 (schraffiert)); dunkel: Injektionen in den rostralen Bereich des Inferior Colliculus (AV4), den dorsalen Kern des Lateralen Lemniskuskus (AV14) und in den intermediären Kern des Lateralen Lemniskuskus (AVSC1). Die Zahlenangaben auf den Achsen beziehen sich auf die Nummern der jeweiligen Frontalschnittebenen des Hirnatlasses (Radtk-Schuller, unveröff.), auf die alle Projektionen bezogen sind.

4. Ergebnisse

4.1. Neuronale Wechselwirkungen zwischen Vokalisation und auditorischer Verarbeitung

Insgesamt wurde die Entladungsaktivität von 755 Einzelzellen im Mittel- und Stammhirnbereich von Rhinolophus rouxi getestet. Als Suchreiz diente dabei die Vokalisation der Hufeisennase und die zeitlich versetzt dazu rückgespielte Lautäußerung. Falls das Tier für einen Zeitraum von mehr als einigen Minuten nicht vokalisierte, wurde ein akustischer Kunstreiz mit variabler Frequenz als Suchreiz benutzt. Von den 755 Neuronen wiesen 189 Aktivitäten auf, die sich bei Vokalisation des Tieres in einem anderen Entladungsmuster äußerten als auf die rückgespielte Vokalisation und akustisch nahezu identische Kunstreize, wobei die harmonische Zusammensetzung der Ortungslaute besonders berücksichtigt wurde (vergleiche Abb.1). Diese Neurone werden demzufolge als "audio-vokal" aktive Neurone bezeichnet. Die räumliche Rekonstruktion der Lage (Abb.5) dieser 189 Neurone ergab, daß sich ihr Vorkommen auf ein Gebiet im dorsalen lateralen Tegmentum beschränkt. Die audio-vokal aktiven Neurone sind in Abb.5 mit den offenen Kreissymbolen gekennzeichnet. Die dazu verwendeten Frontalschnittebenen sind in der Abb.4 angegeben. Dieser tegmentale Bereich, in dem alle audio-vokal aktiven Neurone lokalisiert sind, läßt sich auch cytologisch und faserarchitektonisch von umgebenden Strukturen abgrenzen (Abb.6). Er befindet sich ventral des Colliculus inferior und sowohl rostral als auch medial der Kerne des Lateralen Lemniskus innerhalb des lemniskalen Faserbündels. Dem Zellbild und auch physiologischen Eigenschaften der dort lokalisierten Neurone entsprechend, läßt er sich in einen rostralen (Abb.6a-e) und einen caudalen Teil (Abb.6f-h) untergliedern. Der rostralere Bereich erstreckt sich in tegmentale Gebiete rostral der Kerne des Lateralen Lemniskus, liegt aber noch innerhalb des lemniskalen Faserbündels. Die Durchmesser der Zellsomata sind hier etwas größer als im caudalen Bereich. Sie sind meist zu Ansammlungen vereinigt (vergleiche z.B. Abb.6d). Der caudale Bereich befindet sich medial der dorsalen und intermediären Kerne des

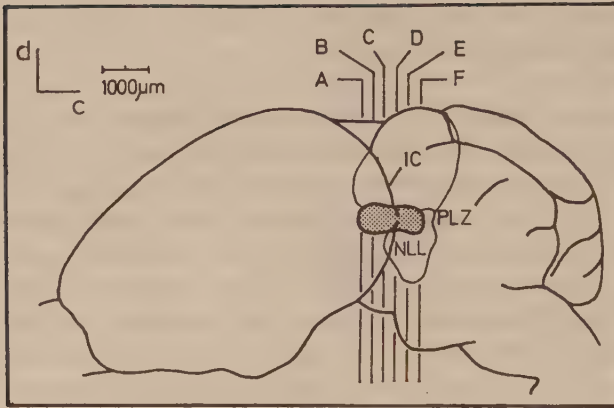


Abb.4 Lage der für die räumliche Rekonstruktion verwendeten Frontalschnittebenen in parasagittaler Ansicht. Schnitt A stellt den rostralsten Schnitt dar und entspricht dem Atlaschnitt 301, B=313, C=325, D=337, E=349, F=361.

Abb.5 Räumliche Rekonstruktion aller in der Paralemniskalen Zone, den Kernen des Lateralen Lemniskus und dem umgebenden Tegmentum abgeleiteten Einzelzellen in frontaler Ansicht. Die verwendeten Schnittebenen entsprechen den in Abb.5 angegebenen. Schwarze Punkte stellen Neurone dar, die nur auf akustische Reize antworteten, Kreise solche, bei denen sich die Aktivität bei Vokalisation des Tieres in einem anderen Entladungsmuster äußerte als auf die rückgespielte Vokalisation und akustisch nahezu identische Kunstreize (audio-vokal aktive Neurone der Typen 1 bis 5). Kreuzsymbole kennzeichnen diejenigen Neurone, die durch keine der getesteten Reizqualitäten (akustische Einzel- und Doppelpulsreizung, Vokalisation, Vokalisation und angekoppelter akustischer Reiz, Atmung, Ohrbewegung) aktivierbar sind. Nicht dargestellt ist die überwiegende Anzahl der im Colliculus inferior lokalisierten akustisch aktiven Neurone. Gesamtzahl der hier dargestellten Neurone: 547, davon 335 innerhalb des als Paralemniskale Zone bezeichneten Gebietes.

Beachte die Lokalisation der audio-vokal aktiven Neurone (Kreissymbole) innerhalb der Paralemniskalen Zone (n=189). In den Kernen des Lateralen Lemniskus waren nur akustisch aktivierbare Neurone zu finden. Im medial an die Paralemniskale angrenzenden Tegmentum fast nur Neurone, die durch keine der getesteten Reizqualitäten aktivierbar waren (Kreuze).

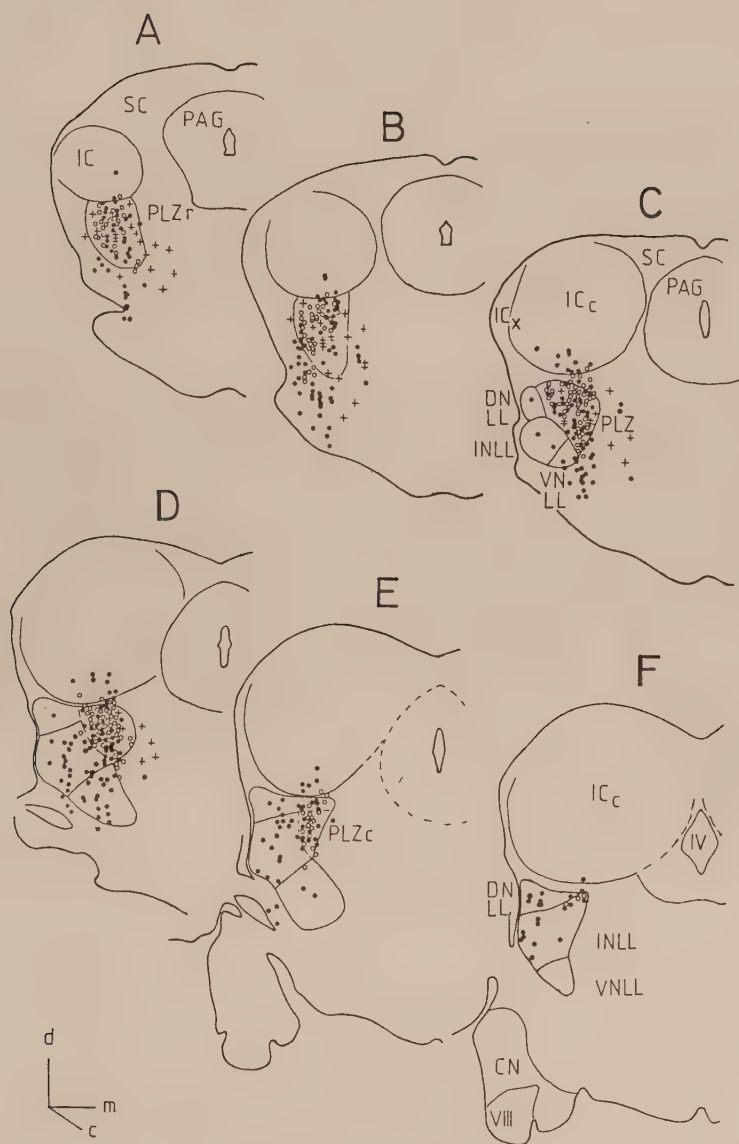
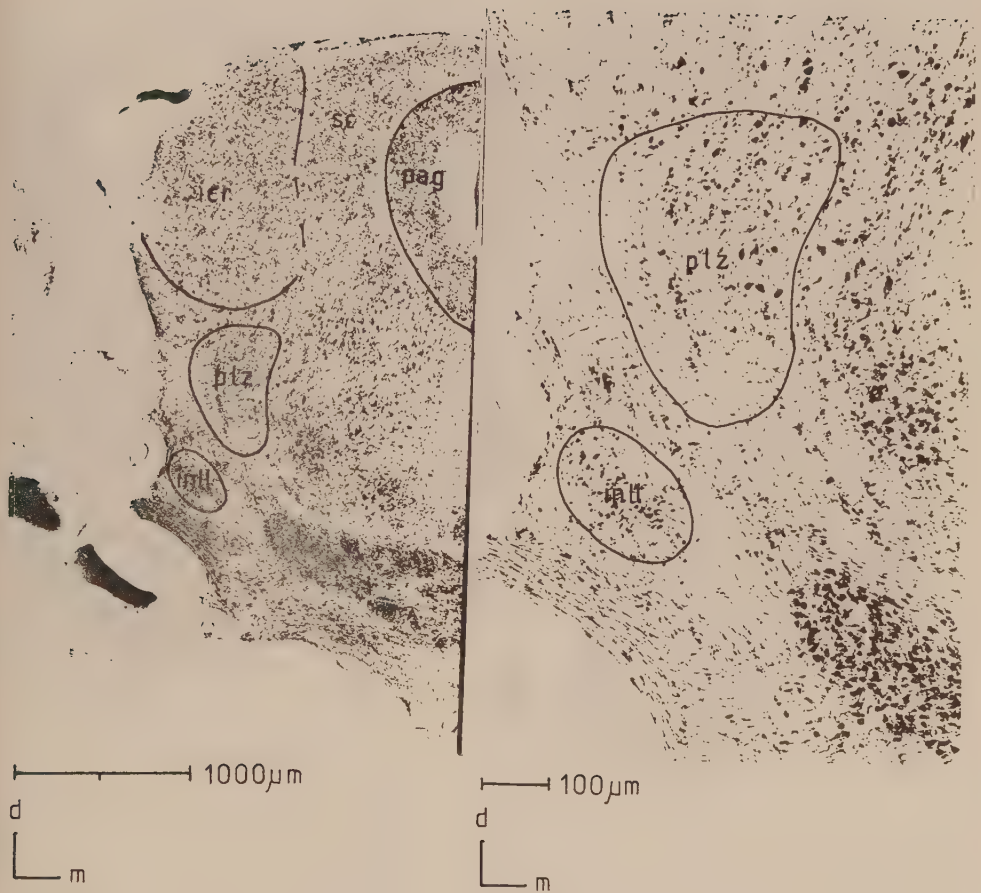


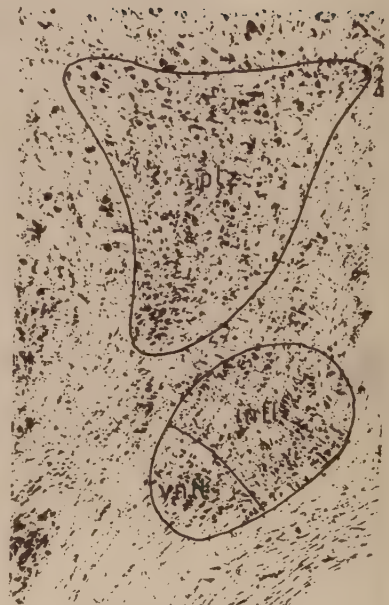
Abb.6 Histologische Frontalansicht des als Paralemniskale Zone bezeichneten Gebietes, der Kerne des Lateralen Lemniskus und benachbarter tegmentaler Strukturen (a. rostralster Schnitt). a. bis e. rostraler Bereich der Paralemniskalen Zone, f. bis h. caudaler Bereich. Es sind nicht zu jeder Frontalebene Zell- und Fasergefärbte Schnitte dargestellt. Verwendete Abkürzungen sind im Anhang erklärt. Bei Doppelabbildungen ist links die Übersicht und rechts der Ausschnitt gezeigt. Die Schnittebene stimmt nicht genau mit der des Hirnatlasses (Radtke-Schuller unveröff.) überein. Dorsale Bereiche sind im Vergleich zum Atlas etwas rostraler angeschnitten.



a. Zellbild des rostralen Bereichs der Paralemniskalen Zone (Nissl-Färbung). Beachte die Lage dorso-medial des intermediären Kernes des Lateralen Lemniskus und ventral des rostralen Bereichs des Colliculus inferior.



1000µm



100µm



b. etwas weiter posterior gelegener Bereich der Paralemniskalen Zone im Zellbild (etwa 200µm caudal zu Schnitt a.)



c. Fasergefärbter Frontalschnitt nach Rees). Er grenzt caudal unmittelbar an den in b. gezeigten Schnitt an. Beachte die Lage innerhalb des lemniskalen Faserbündels, das medial an den Kernen des Lateralen Lemniskus vorbeizieht.



1000 μ m

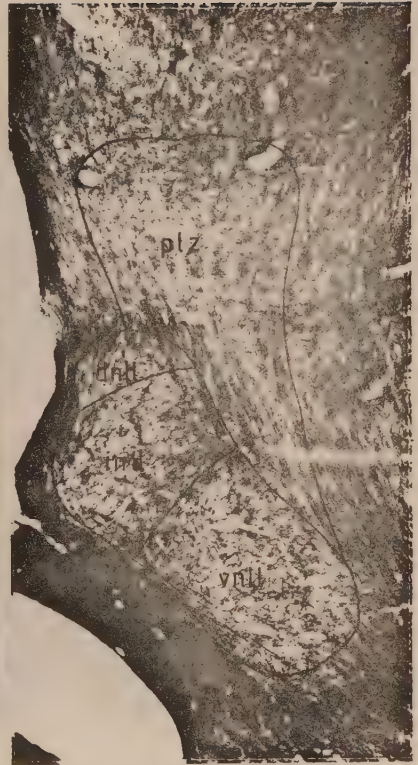
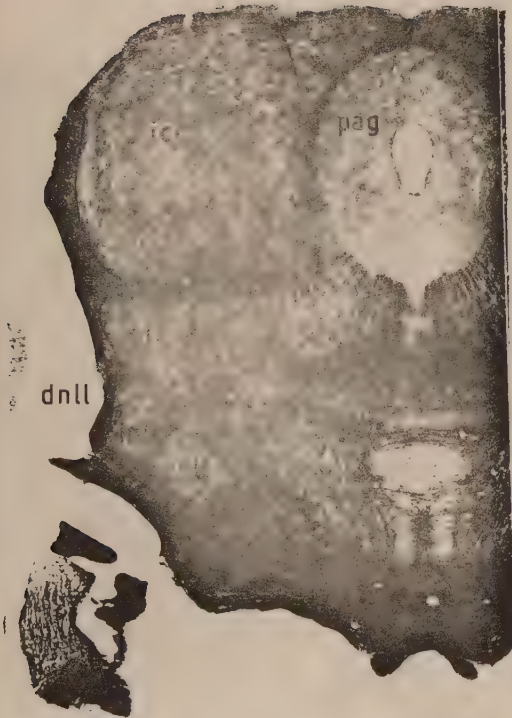
d
m



100 μ m

d
m

d. Zellbild des etwa 200 μ m caudal zu b. gelegenen Bereichs der Paralemniskalen Zone. Beachte die Lage medial der Kerne des Lateralen Lemniskus und die größeren Zellsomata in der Mitte der Paralemniskalen Zone.



e. Faserbild des unmittelbar an e. angrenzenden Schittes. Beachte die Lage der Paralemniskalen Zone innerhalb des lemniskalen Faserbündels.



1000 μ m

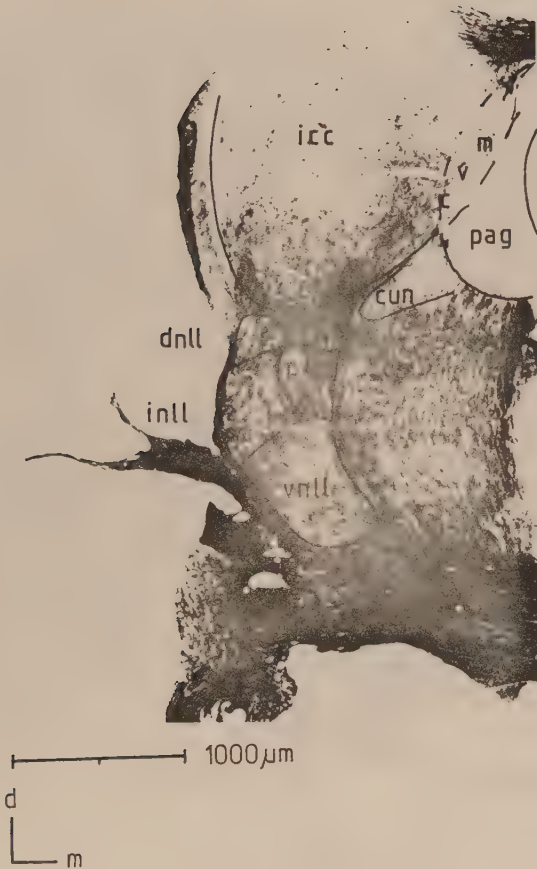
d
m



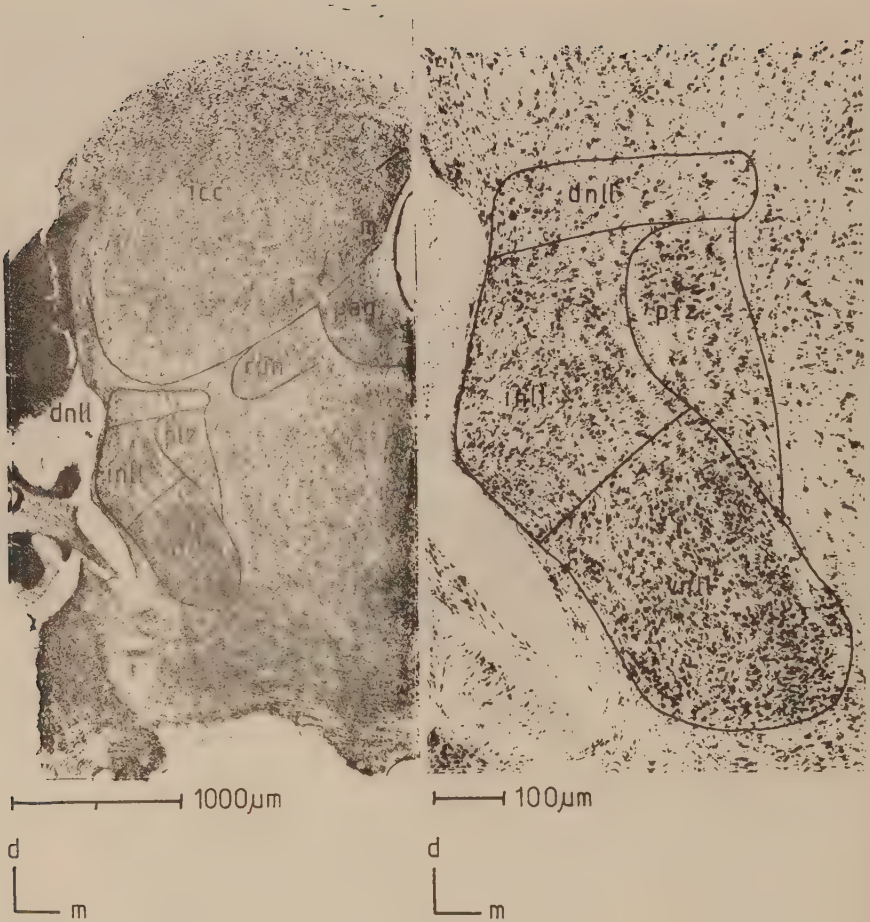
100 μ m

d
m

f. Zellbild des etwa 250 μ m posterior zu d. gelegenen Bereiches. Beachte die verringerte Größe der Paralemniskalen Zone und deren Lage relativ zu den Kernen des Lateralen Lemniskus.



g. Fasergefärbter Schnitt etwa 150μm caudal zu f. Beachte die Lage der Paralemniskalen Zone innerhalb der medial an den Kernen des Lateralen Lemniskus vorbeiziehenden Fasern.



h. Zellgefärbter Schnitt direkt an g. angrenzend. Beachte die geringe Größe der Zellsomata in der Paralemniskalen Zone im Vergleich zu d.



1000 μ m

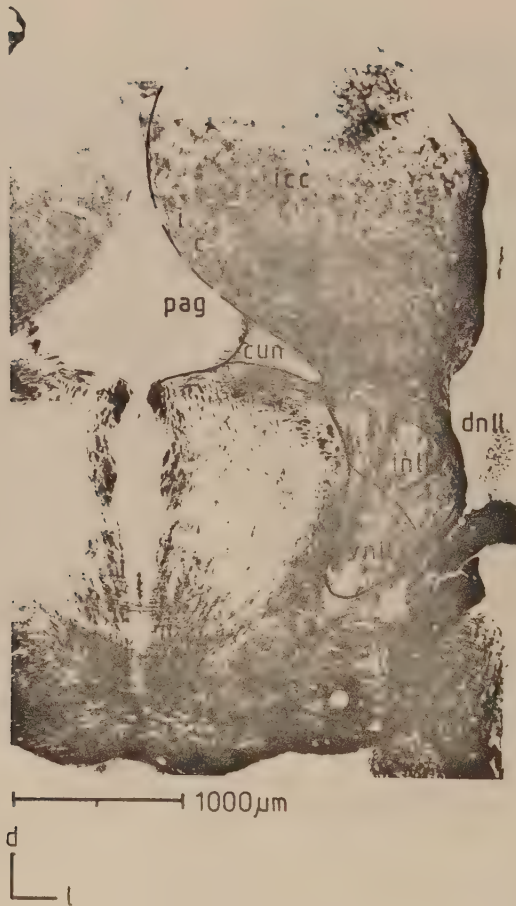
d
m



100 μ m

d
m

i. Zellbild etwa 200 μ m caudal zu h. Es ist keine Paralemniskale Zone mehr erkennbar.



k. Faserbild des an i. angrenzend Schnittes.

Lateralen Lemniskus und wird gleichfalls vom lemniskalen Faserbündel umfaßt. Wegen dieser Lagebeziehungen und basierend auf der von Andrezik und Beitz (1985) und Paxinos und Watson (1986) bei der Ratte verwendeten Nomenklatur für entsprechende Gebiete dort, soll dieses Gebiet als Paralemniskale Zone bezeichnet werden.

Innerhalb der Paralemniskalen Zone sind 335 der im Mittel- und Stammhirn insgesamt abgeleiteten 755 Einzelzellen lokalisiert. Neben den 189 bereits oben angesprochenen audio-vokal aktiven Neuronen finden sich dort auch 118 Neurone (von 335, das entspricht 35%), deren Antwortverhalten sich nur zu akustischer Reizung korrelieren läßt. Sie sind durch die schwarzen Punktsymbole in Abb.5 gekennzeichnet. Außerhalb der Paralemniskalen Zone, z.B. in den Kernen des Lateralen Lemniskus, besitzen die Neurone ausschließlich akustische Eigenschaften (vergleiche Abb.5). Auf diese Neurone wird hier nicht weiter eingegangen.

Etwa 8% (28 von 335 Einzelzellen) der Neurone in der Paralemniskalen Zone weisen zu keiner der getesteten Reizqualitäten (Vokalisation, Vokalisation und angekoppelter akustischer Reiz, akustische Einzel- und Doppelpulsreizung, Atmung und Ohrbewegung) Antwortkorrelationen auf. Sie sind in der Abb.5 mit Kreuzsymbolen markiert. Ihr Vorkommen beschränkt sich auf den rostralen Bereich der Paralemniskalen Zone (Schnitt A bis D in Abb.5). Sie besitzen große Amplituden der Aktionspotentiale (ca. 100mV, extrazellulär), eine geringe Spontanaktivität (weniger als 10 Entladungen pro Sekunde) und sind über eine Ableitstrecke von mehr als 100µm in dorso-ventraler Richtung zu diskriminieren.

Medial der Paralemniskalen Zone sind nur sehr vereinzelt akustisch aktivierbare Neurone zu finden. Die meisten Neurone werden durch keine der getesteten Reizqualitäten beeinflusst. Sie sind ebenfalls durch Kreuzsymbole in der Abb.5 symbolisiert.

Im folgenden beschränkt sich diese Arbeit auf die Darstellung der neuronalen Eigenschaften der Paralemniskalen Zone. Außerdem werden die anatomischen Beziehungen der Paralemnis-

kalen Zone zu anderen Hirnstrukturen von *Rhinolophus rouxi* anhand der Projektionsmuster nach Injektion von Weizenkeimgekoppelter Meerrettichperoxidase untersucht.

4.2. Eigenschaften der audio-vokal aktiven Neurone

Die Einzelzellaktivitäten der audio-vokal aktiven Neurone weisen eine Vielzahl unterschiedlicher Entladungsmuster auf. Sie lassen sich in fünf Typen unterteilen, die in den folgenden Kapiteln einzeln eingehend vorgestellt werden. Summarisch sind die Entladungsmuster der Typen 1 bis 5 bei Vokalisation und auf akustische Reizung in Abb.7 zusammengefaßt. Die numerische Anordnung der Typen entspricht etwa ihrer abnehmenden relativen Häufigkeit.

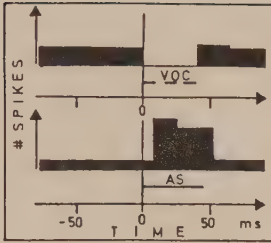
Trotz vieler Unterschiede weisen die fünf Neuronenklassen auch einige Gemeinsamkeiten auf:

Korrelationen der Entladungsaktivität zur Atmung ohne Vokalisation sind bei diesen Neuronen in keinem einzigen Fall zu beobachten gewesen. Beispielfhaft wird das in Abb.8 für drei Neurone unterschiedlicher Entladungsklassen (sogenannter Typ 1, Typ 2 und Typ 4 Neurone) gezeigt, die jedoch im einzelnen noch weiter unten erläutert werden. Dieser Umstand zeigt, daß die Entladungsaktivität nicht zur Atmung sondern zur Vokalisation korreliert ist, obwohl natürlich die Ausatmung eine Voraussetzung für eine Lautäußerung darstellt. Nur wenn eine Vokalisation an die Expiration gekoppelt ist, weisen die Entladungsaktivitäten ein den jeweiligen Neuronentypen entsprechendes (s.u.) Muster auf. Bei Ausatmung ohne begleitende Vokalisation bleibt die Spontanaktivität unverändert.

Alle audio-vokal aktiven Neurone sind spontanaktiv, wobei die Höhe der Spontanaktivität bei Typ 1 und 3 Neuronen dann, wenn das Tier vokalisationsaktiv ist, höher ist als während der Zeit, wenn das Tier nicht vokalisiert. Neurone des 1.Typs

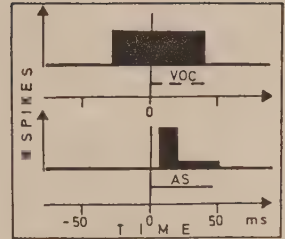
type

①

n=94
(50%)

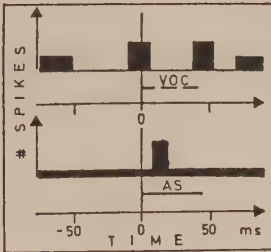
type

②

n=38
(20%)

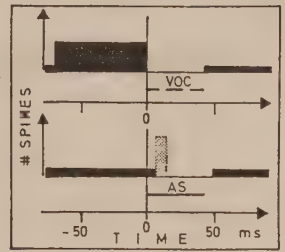
type

③

n=14
(7%)

type

④

n=25
(13%)

type

⑤

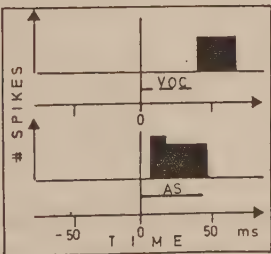
n=18
(10%)n_{total} = 189 (100%)

Abb.7 Schematische Zusammenfassung der fünf Klassen von Entladungsmustern, die aus einer Gesamtzahl von 189 "audiovokal" aktiver Einzelzellen aus der Paralemniskalen Zone gebildet wurden. Diese Neurone sind sowohl bei Vokalisation aktiv (oberer Teil jedes Schemabildes), wie auch während akustischer Reizung (untere Hälfte). Die Entladungsmuster bei diesen beiden Reizqualitäten unterscheiden sich jedoch voneinander; selbst dann, wenn der akustische Reiz (z.B. eine rückgespielte Vokalisation) dieselben akustischen Parameter aufweist wie die Lautäußerung.

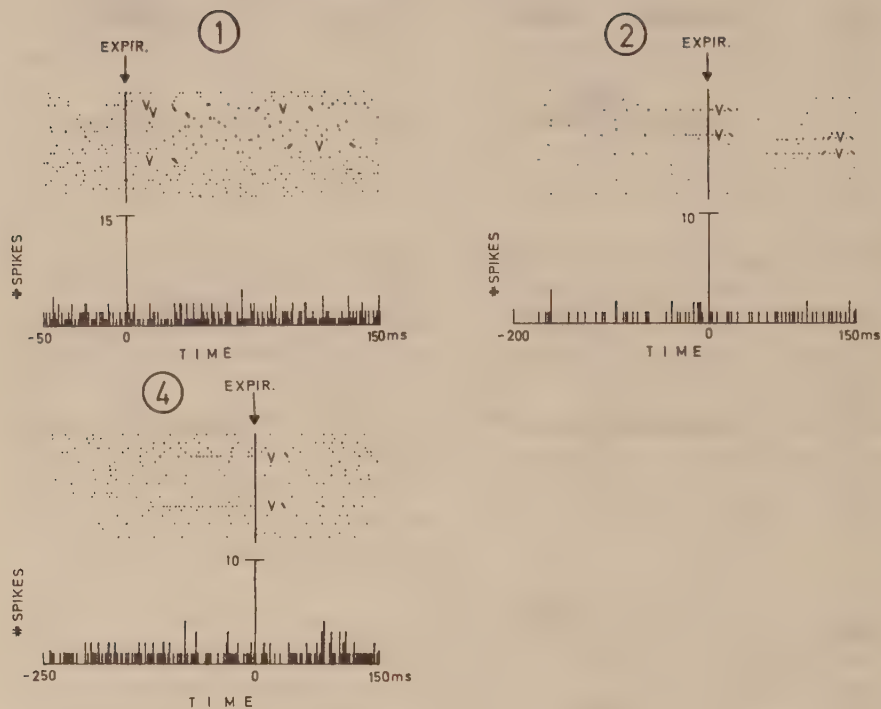


Abb.8 Die Entladungsaktivität läßt sich nicht spezifisch zur Atmung korrelieren, die Voraussetzung für eine Vokalisation ist. Nur wenn eine Lautäußerung (V) an die Ausatmung (EXPIR.) gekoppelt ist, treten entsprechende Entladungsmuster auf. Das ist hier am Beispiel von Einzelzellen der Typen 1, 2 und 4 gezeigt. In der oberen Hälfte jeder Teilabbildung ist die Entladungsaktivität im Punktrasterdiagramm und unten im Poststimulustime-Histogramm dargestellt. Die zeitliche Mittelungsweite beträgt 1ms, die Anzahl der Mittelungsdurchläufe liegt hier zwischen 32 und 64. Die Ausatmung beginnt mit dem senkrecht durchgezogenen Balken bei der auf der Zeitachse mit "0" bezeichneten Stelle. Eine Vokalisation (V) fängt entweder ebenfalls an dieser Stelle an oder sie beginnt mit den schräg nach rechts oben verlaufenden Balken. Das Ende einer Vokalisation ist mit den nach rechts unten verlaufenden Schrägstrichen markiert.

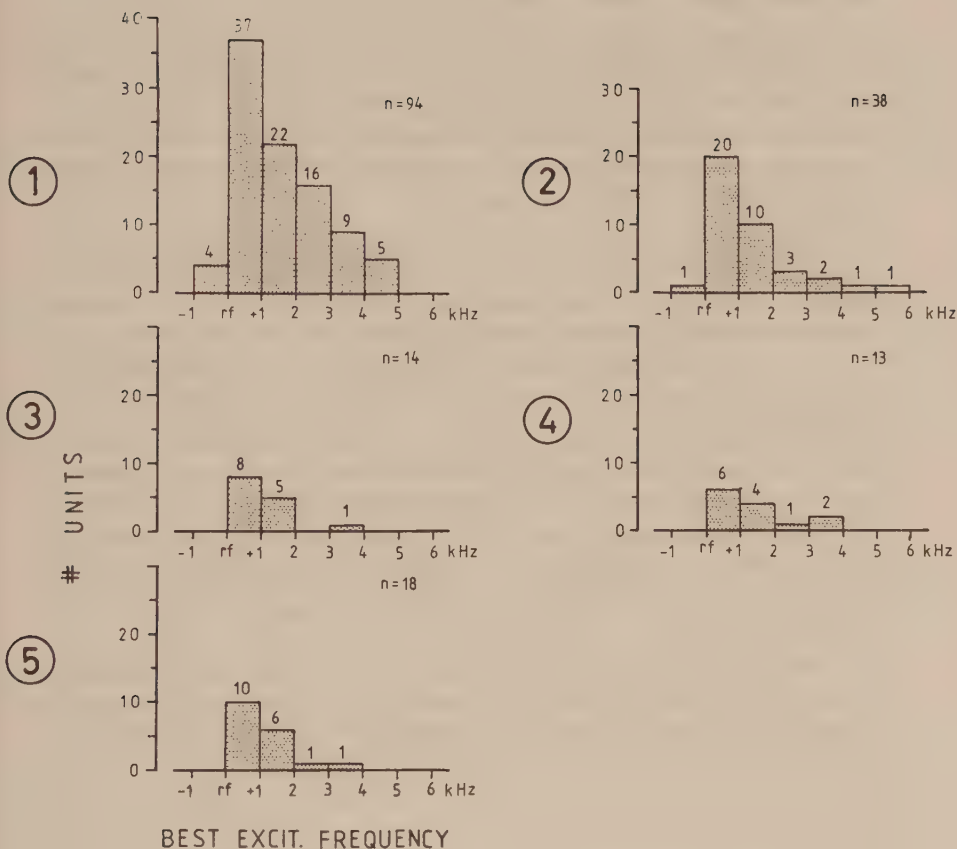


Abb.9 Zahlenmäßige Verteilung der besten erregenden Frequenzen der Neurone der Typen 1 bis 5 bei akustischer Reizung. Fast alle Bestfrequenzen liegen oberhalb der Ruhefrequenz (rf) der Tiere, die der interindividuellen Vergleichbarkeit wegen auf 78kHz normiert wurde.

zeigen eine um das 2,5-fache, die des 3. Typs sogar eine um etwa das 7-fach höhere Spontanaktivität bei Vokalisation.

Bei Vokalisation (obere Hälfte der Teilabbildungen in Abb.7) ist diese Spontanaktivität bei Typ 1 Neuronen gehemmt. Alle anderen Neuronentypen weisen zumindest kurzzeitige excitatorische Entladungsmuster auf. Die Entladungsaktivität der Typ 2 und 4 Neurone beginnt bereits bis zu etwa 50 bzw. 150ms vor Einsetzen der Lautäußerung.

Die Entladungsaktivität auf akustische Reize zeigt bei fast allen Neuronen der fünf Klassen ein phasisches oder phasisch-tonisches Muster (untere Hälfte der Teilabbildungen in Abb.7). Die excitatorischen Bestfrequenzen auf akustische Tonpulse liegen bei allen Typen in einem Frequenzbereich bis zu 6kHz oberhalb der Ruhefrequenz der Hufeisennasen (Abb.9). Bestfrequenzen bis zu 2kHz oberhalb der Ruhefrequenz sind am stärksten vertreten. Die Bestfrequenzverteilung überdeckt damit einen Frequenzbereich, in den die Frequenz des Echsignals aufgrund von Dopplereffekten während des Flugs der Fledermäuse hineinfällt.

Einzelheiten der Aktivitätsmuster und Entladungseigenschaften der fünf Typen audio-vokal aktiver Neurone werden nun in den folgenden Abschnitten behandelt.

4.2.1. Typ 1 Neurone:

Dieser Entladungstyp stellt mit 94 von 189 audio-vokal aktiven Neuronen, das sind 50%, den größten Anteil.

In Abb.10 sind zwei Beispiele von Typ 1 Entladungsmustern aufgeführt. Die Neurone sind spontanaktiv. Während der Vokalisation ist die Spontanaktivität gehemmt. Die Hemmung setzt unmittelbar mit dem Beginn der Lautäußerung ein und dauert bis zu deren Ende an. Ein akustisch nahezu identischer Reiz, wie eine zeitversetzt rückgespielte Vokalisation ("Playback") oder ein entsprechend der harmonischen Zusammensetzung des Ortungslautes aufgebauter Kunstreiz (vergleiche Abb.1; Abb.10, 11c,d) wird demgegenüber mit einem phasisch-tonischen Erregungsmuster

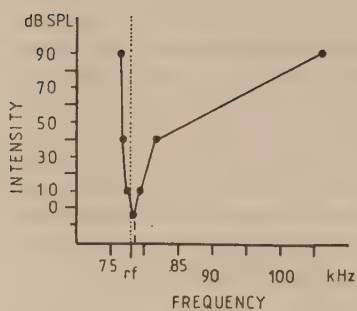
Abb.10 Zwei Beispiele der Entladungsmuster von Typ 1 Neuronen. Dargestellt ist jeweils die Abstimmkurve auf akustische Reize (links) und die Entladung während Vokalisation (VOC) und zeitlich daran angekoppelte rückgespielte Vokalisation (PB für playback) (rechts). Die Reizereignisse sind unter der jeweiligen Zeitachse als horizontale Balken wiedergegeben. Die Vokalisation beginnt mit der senkrecht durchgezogenen Markierung zum Zeitpunkt 0 und endet mit den schräg nach rechts unten verlaufenden kleinen Balken. Die verschiedenen Reizdurchläufe sind nachträglich entsprechend zunehmender Dauer der Lautäußerung im Punktrasterdiagramm (obere Teilabbildungen) nach oben übereinander aufgetragen.

Die Neurone sind spontanaktiv.

a. Im oberen Beispiel ist das Neuron auf eine Frequenz optimal abgestimmt, die nur 0.3kHz oberhalb der Ruhefrequenz liegt (vergleiche Abstimmkurve). Akustische Reize mit Frequenzen im Bereich der halben Ruhefrequenz werden nicht beantwortet. Während der Vokalisation der Hufeisennase wird die Spontanaktivität gehemmt. Die zeitlich um 60ms relativ zum Vokalisationsbeginn versetzt zurückgespielte Lautäußerung mit akustisch nahezu identischen Parametern wird demgegenüber mit einer phasisch-tonischen Entladung beantwortet. Diese erregende Antort überwiegt über die Hemmung während der Vokalisation, wenn sie sich zeitlich gegenseitig überlappen.

b. Dies gilt sogar dann, wenn die Intensität der rückgespielten Vokalisation wesentlich niedriger ist als die Intensität dessen, was die Fledermaus von der eigenen Vokalisation hört. Hier beträgt der zeitliche Abstand zum Beginn der Lautäußerung nur 20ms. Bis zum Einsetzen des akustischen Reizes ist die Spontanaktivität gehemmt. Nach dem Beginn der rückgespielten Vokalisation (PB) überwiegt jedoch die excitatorische Antwort, obwohl der akustische Reiz um 50dB gegenüber der Vokalisation abgeschwächt ist. Da das Neuron in diesem Beispiel allerdings eine Bestfrequenz aufweist, die um 2,1kHz über die Ruhefrequenz versetzt liegt (linke untere Abstimmkurve), ist die excitatorische Antwort auf die frequenzgleich rückgespielte Vokalisation entsprechend niedriger (mittleres rechtes Histogramm). Wird das rückgespielte Signal aber um 2kHz über die Ruhefrequenz versetzt und somit in die Nähe der Bestfrequenz gebracht, so ist die Entladungsaktivität höher (unteres rechtes Histogramm).

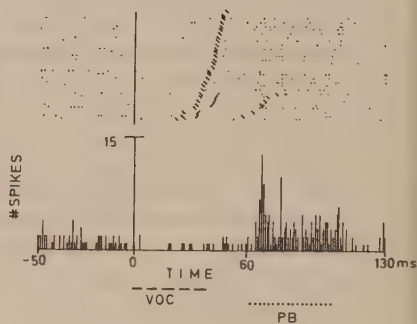
type ①



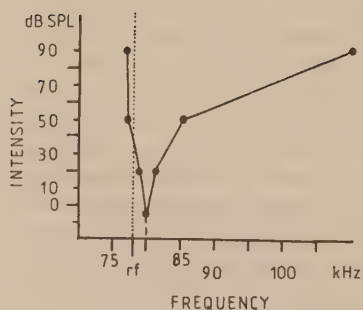
int
voc-20dB

frq
≡ voc

del
60ms



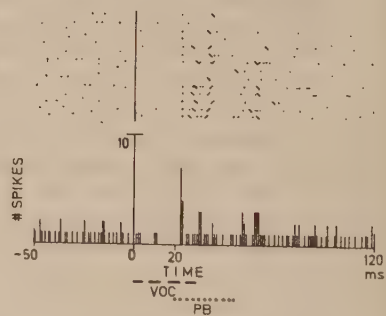
type ①



int
voc-50dB

frq
≡ voc

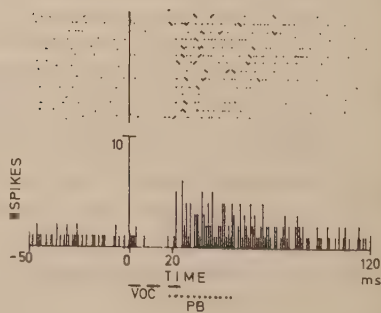
del
20ms



int
voc-50dB

frq
voc+2kHz

del
20ms



beantwortet. Das in Abb.10 oben dargestellte Neuron (Abb.10a) besitzt eine Bestfrequenz, die nur 0,3kHz oberhalb der Ruhfrequenz des Versuchstieres liegt. Ein akustischer Reiz mit der halben Ruhfrequenz ist unwirksam. Diese excitatorische Beantwortung akustischer Reize findet auch dann statt, wenn sich akustischer Reiz und Vokalisation zeitlich überlappen (Abb.10b). In dem hier aufgeführten Beispiel beträgt der zeitliche Abstand zwischen dem Beginn des akustischen Reizes und dem Vokalisationsanfang 20ms. Die Spontanaktivität ist bis zum Einsetzen des akustischen Signals gehemmt, welches dann mit einer phasisch-tonischen Entladung beantwortet wird.

Die grundlegenden Eigenschaften von Typ 1 Neuronen sind in der Abb.11 und 12a.-c. beispielhaft am Antwortverhalten einer Einzelzelle gezeigt, bei der fast das gesamte Reizprogramm getestet werden konnte.

Das Neuron ist spontanaktiv, wobei die Entladungsrate während vokalisationsaktiver Phasen insgesamt höher ist (ca. 50 Aktionspotentiale pro Sekunde, vergleiche Abb.11a oben, b) als dann, wenn das Tier während eines Zeitraumes von mindestens einigen Sekunden nicht ortet (ca. 20 Entladungen pro Sekunde, vergleiche Abb.11a unten, c,d,e). Während der Dauer der Lautäußerung selbst ist die Spontanaktivität gehemmt (Abb.11a oben, b). Die Hemmung setzt unmittelbar mit Beginn der Vokalisation ein und endet zeitgleich mit dem Ende der Lautäußerung. Einige Male konnten exakt während dieser Hemmphase Aktionspotentiale geringerer Amplitude und höherer Entladungsrate als die der Spontanaktivität der aktuell abgeleiteten Einzelzelle beobachtet werden. Sie waren allerdings nur für einige Sekunden diskriminierbar gewesen. Eine Dokumentation z.B. mittels eines Schnellschreibers war daher nicht möglich. Diese Beobachtungen deuten darauf hin, daß es sich hierbei um die die Spontanaktivität hemmenden Vokalisationsgänge der jeweils gerade abgeleiteten Typ 1 Neurone gehandelt haben könnte.

Es ergab sich keine Abhängigkeit der Hemmung bei Vokalisation von der Frequenz der ausgesandten Lautäußerung oder deren Dauer (vergleiche Abb.10b) oder Intensität.

Rein akustische Reizung bewirkt bei diesen Neuronen phasisch-tonische Erregung mit Latenzen zwischen 4 und 7ms (im

Mittel 5,1ms $\pm$ 1,9ms). Mit keiner akustischen Reizkonfiguration konnte eine Hemmung der neuronalen Antwort erzielt werden. Sowohl auf einen Tonpuls mit einer Reizfrequenz bei der Ruhefrequenz (Abb.11c), als auch bei einem aus der Grundfrequenz und der ersten Harmonischen zusammengesetzten Signal (Abb.11d) antwortete das Neuron mit phasisch-tonischer Erregung. Die Reizung bei der Bestfrequenz ergab ebenso eine phasisch-tonische Entladung (Abb.11e). Bei einigen Einzelzellableitungen gelang es, den akustischen Reiz auch über einen Lautsprecher zu präsentieren, der auf der zur Ableitseite ipsilateral gelegenen Seite montiert war. Auch hierbei war keine Hemmung der Spontanaktivität zu beobachten gewesen.

Die Abstimmigenschaften ergeben untere Schwellenwerte, die um 0dB SPL liegen. Die Bestfrequenz befindet sich bei diesem Beispiel 1,4kHz oberhalb der Ruhefrequenz des Versuchstieres (gepunktete Linie im Beispiel der Abb.11e). Die Bestfrequenzverteilung aller identifizierten Typ 1 Neurone ist in Abb.9 wiedergegeben und reicht von der Ruhefrequenz bis zu Frequenzen 5kHz oberhalb davon. Bis auf die Bestfrequenzen von vier Neuronen, die bis zu 260Hz unterhalb der Ruhefrequenzen lagen, besaßen die Neurone Bestfrequenzen mindestens 150Hz oberhalb der Ruhefrequenz. Die Form der Abstimmkurve ist asymmetrisch und weist flache Flankenverläufe zum hochfrequenten Frequenzbereich hin auf (Abb.11f; andere Beispiele sind in Abb.10 aufgeführt). Das Neuron ist relativ breitbandig abgestimmt und besitzt einen Q10dB-Wert von 31. Im Mittel weisen Typ 1 Neurone Werte von 29,5dB $\pm$ 2,3dB auf.

Die Dynamikkennlinie zeigt einen nicht-monotonen Verlauf (Abb.11g), wobei der maximal beantwortete Dynamikbereich ("Bestamplituden") von etwa 40 bis 80dB SPL reicht. Innerhalb dieser Grenzen liegt die Anzahl der Aktionspotentiale um etwa das Doppelte höher als außerhalb davon. Die Dynamikkennlinien konnten bei 15 weiteren Neuronen dieses Typs bestimmt werden. Sie zeigen einen ähnlichen Verlauf und besitzen "Bestamplituden" über einen Bereich von 35 bis 80dB SPL.

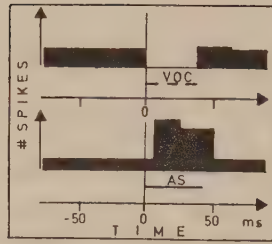
Die Entladungsaktivität hängt sehr von der Reizfrequenz ab. Frequenzveränderungen von nur einigen hundert Hertz, vor allem um die Bestfrequenz herum (gestrichelte Linie in Abb. 11h), bewirken eine starke Veränderung der Antwortaktivität. So steigt die Anzahl der Aktionspotentiale bei dem hier ge-

Abb.11 und Abb.12 a.-c. Beispiel einer Einzelzellableitung, bei der fast das gesamte Reizprogramm durchgetestet werden konnte.

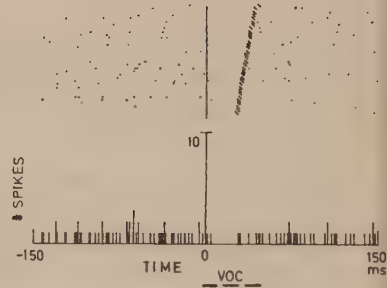
Abb.11 a. schematische Zusammenfassung der Entladungsmuster von Typ 1 Neuronen während der Vokalisation (oben) und bei akustischer Reizung (unten). b. Entladungsmuster während einer Vokalisation im Punktrasterdiagramm (oben) und als Poststimulustime-Histogramm (unten). c. Entladungsmuster auf einen akustischen Kunstreiz mit einer Intensität von 78dB SPL und einer Frequenz bei der Ruhefrequenz. Die Antwort ist excitatorisch. d. Auch wenn die harmonische Zusammensetzung des Ortungslautes der Hufeisennase durch simultane Doppeltonreizung simuliert wird, ist die Antwort phasisch-tonisch. Es tritt keine Hemmung der Spontanaktivität wie bei Vokalisation auf. Die beiden (nahezu) simultan gebotenen Tonpulse haben apparaturbedingt einen sehr kleinen zeitlichen Abstand von 10 μ s zueinander. e. Entladungsmuster bei der Bestfrequenz und einer Intensität von 45dB SPL. f. Abstimmkurve. Die Bestfrequenz liegt 1,5kHz oberhalb der Ruhefrequenz (rf, gepunktete Linie). Die Abstimmung ist relativ breitbandig (der Q_{10dB} -Wert beträgt etwa 31), und die hochfrequente Flanke verläuft flacher. g. Der Verlauf der Kennlinie ist nichtmonoton und weist "Bestamplituden" im Bereich zwischen 45 und 85dB SPL auf (gemessen bei der Bestfrequenz). h. unterschiedliche Frequenzen des akustischen Reizes werden mit teilweise erheblich unterschiedlichen Entladungsaktivitäten beantwortet. Besonders im Bereich um die Bestfrequenz (bf, gestrichelte Linie) verändert sich die Aktivität drastisch bereits bei kleinen Veränderungen der Reizfrequenz (gemessen bei 72dB SPL).

type ①

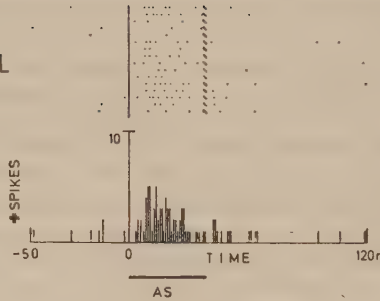
(a)



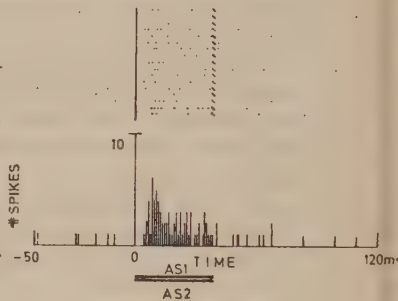
(b)

int
78dB SPLfrq
= rf

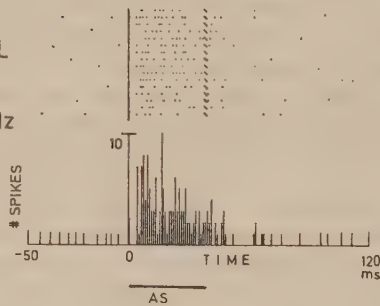
(c)

int₁
78dB SPL
int₂
53dB SPLfrq₁
= rf
frq₂
= rf/2
del 10μs

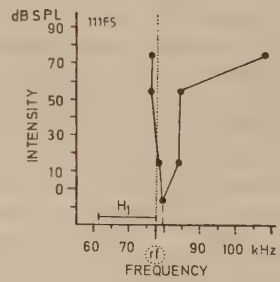
(d)

int
45dB SPL
frq
rf+1.5 kHz
(=bf)

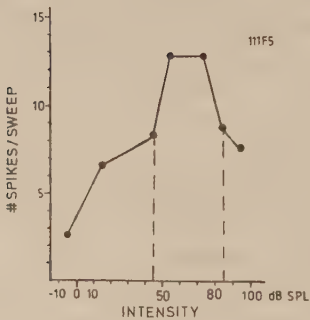
(e)



(f)



(g)



(h)

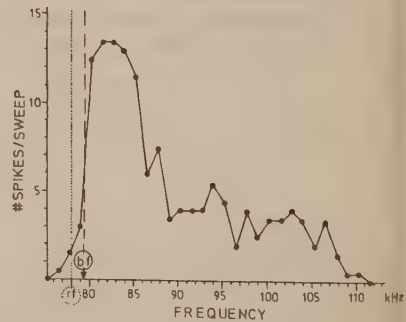
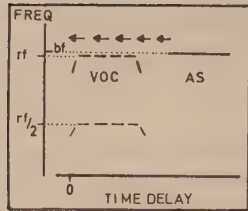
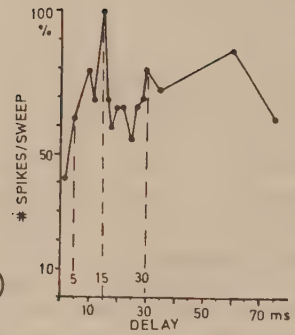


Abb.12 Simulation einer Echoortungssituation. Ein akustischer Kunstreiz mit einer Intensität von 70dB SPL und einer Frequenz nahe der Bestfrequenz wird zeitlich an die Vokalisation angekoppelt, wobei der Abstand zum Beginn der Lautäußerung systematisch verändert wird (a.). b. Abhängigkeit der Antwortstärke auf den akustischen Reiz vom zeitlichen Abstand zur Vokalisation. Die Antwortstärke ist normiert auf die maximal auftretende Entladungsaktivität. Ein zeitlicher Abstand um 15ms wird optimal beantwortet. c. Aufzeichnungen von Entladungen bei drei verschiedenen Zeitabständen (5ms, 15ms und 30ms). d. und e. Akustische Simulation der Echoortungssituation. Die Vokalisation der Hufeisennase wird durch ein akustisches Signal ersetzt (diese Registrierungen stammen von einem anderen Neuron als dem in Abb.11 und 12 a.-c. dargestellten. Es besitzt jedoch gleiche Eigenschaften, die allerdings nicht so ausführlich dokumentiert wurden wie beim obigen Beispiel). d. Im ersten Fall wird dazu ein Reizsignal verwendet, dessen konstantfrequenter Anteil bei der halben Ruhefrequenz des Tieres liegt (linker Teil der Abb.). Beantwortet wird nur der zweite Kunstreiz, der ausgehend von einem Zeitabstand von 60ms schrittweise an den Beginn des ersten herangerückt wird (rechter Teil). Dabei erweist sich kein Zeitabstand als bevorzugt. e. Im zweiten Fall besteht die Vokalisationssimulation aus einem Puls, dessen konstantfrequenter Anteil bei der Ruhefrequenz des Tieres liegt (links). Beantwortet werden beide Reize, wobei wiederum kein Zeitabstand bevorzugt wird (rechts).

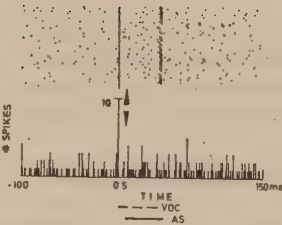


(a)



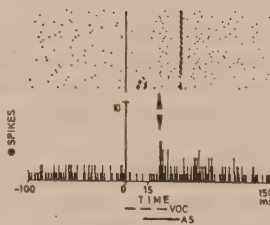
(b)

int
70dB SPL
frq
rf=1.2kHz

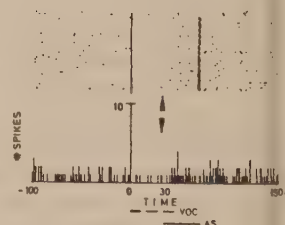


(c)

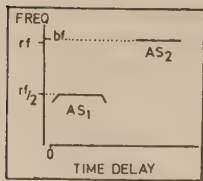
del
5ms



del
15ms



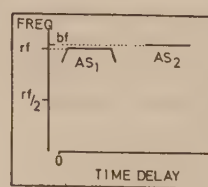
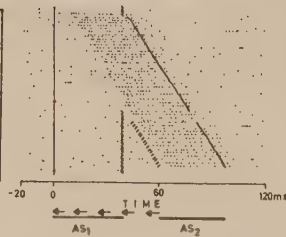
del
30ms



int₁
61dB SPL
int₂
73dB SPL

(d)

del
var



int₁=int₂
73dB SPL

(e)

del
var

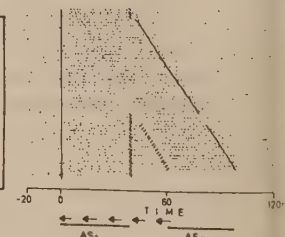


Abb.13 Entladungsaktivität auf akustische Reizung in Abhängigkeit von der Frequenz bei drei unterschiedlichen Typ 1 Neuronen mit verschiedenen Bestfrequenzen (Sternsymbole). Die stärkste Veränderung der Entladungsaktivität findet sich im Bereich der jeweiligen Bestfrequenzen. Nach Erreichen der maximalen Entladung bleibt die Aktivität auf hohem Niveau.

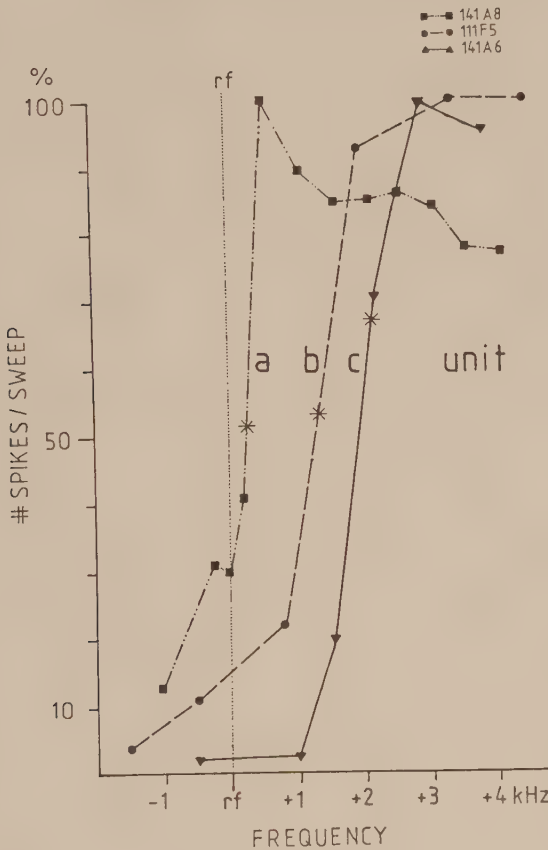
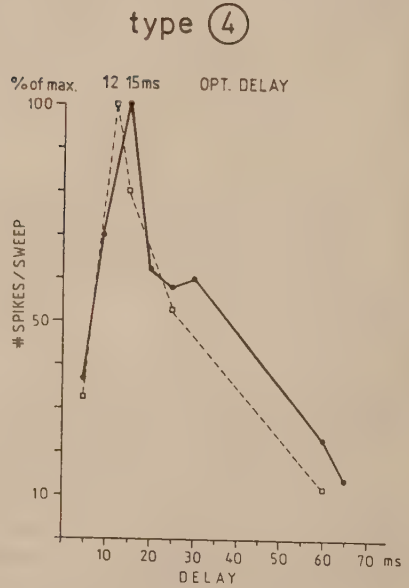
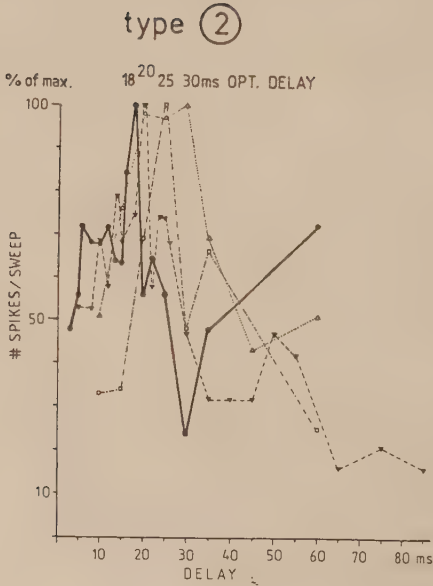
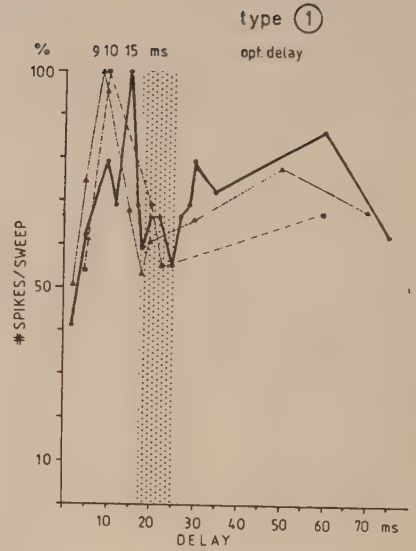
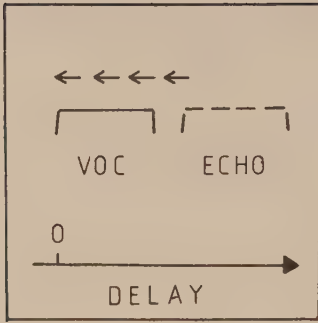


Abb.14 Simulation der Echoortungssituation durch zeitliche Ankoppelung eines akustischen Reizes an eine Vokalisation. Der Zeitabstand zum Beginn der Lautäußerung wird systematisch verändert. Die Entladungsaktivität von Neuronen der Typen 1, 2 und 4 bezogen auf die maximale Antwort auf den akustischen Reiz ist in Abhängigkeit vom zeitlichen Abstand zum Vokalisationsbeginn aufgetragen. Beachte den bei Typ 1 Antworten mit einem Punktraster hinterlegten Bereich verminderter Aktivität bei Zeitabständen zwischen 18ms und 25ms.



zeigten Beispiel innerhalb eines Frequenzbereiches von 2kHz ausgehend von der Ruhefrequenz (gepunktete Linie in Abb.11f) zu höheren Frequenzwerten hin auf das 10fache an und bleibt für einen Bereich von weiteren etwa 4kHz auf hohem Niveau stehen.

Entsprechend der unterschiedlichen Lage der akustischen Bestfrequenzen im Bereich oberhalb der Ruhefrequenz (Abb.9) finden sich über einen weiten Abschnitt des Dopplereffekt-relevanten Frequenzbereichs Neurone, die solch kleine Frequenzveränderungen um ihre jeweilige Bestfrequenz herum mit starken Veränderungen der Entladungsaktivität beantworten (Abb.13). Die Bestfrequenzen (Sternsymbole in Abb.13) liegen im Bereich der stärksten Veränderung der Antwortaktivität mehr oder minder symmetrisch zu den Minimal- und Maximalwerten der Frequenzkodierung. 18 von 20 Neuronen, bei denen diese Eigenschaften nachgewiesen werden konnten, kodieren in dieser Art und Weise einen Bereich bis zu 2kHz oberhalb der Ruhefrequenz.

Bei einer Simulation der Echoortungssituation durch die zeitliche Ankopplung eines akustischen Reizes an die Vokalisation (Abb.12) zeigt sich, daß die Antwort auf das damit simulierte Echo (Abb.12c) auch dann die Hemmung bei Vokalisation ersetzt, wenn sich akustischer Reiz und Vokalisation zeitlich überlappen (vergleiche auch Abb.10b). Für die Höhe der Entladungsaktivität ist dabei der zeitliche Abstand zum Beginn der vorangegangenen Lautäußerung von entscheidender Bedeutung. In Abb.12b ist diese Abhängigkeit quantifiziert dargestellt. Maximal beantwortet wird in diesem Beispiel der Zeitabstand von 15ms. Bereits 5ms oberhalb des optimal beantworteten Zeitintervalls ist die Antwort auf den akustischen Reiz stark herabgesetzt. Bei insgesamt 10 Neuronen des Typs 1 konnte die Beantwortung dieser Reizsituation erfaßt werden. Die mit maximaler Entladungsaktivität beantworteten Zeitabstände sind alle kleiner als 20ms. Sie liegen zwischen 7 und 16ms. Von drei Neuronen ist dies in Abb.14 quantitativ dargestellt. Die verminderte Aktivität oberhalb des jeweils maximal beantworteten Zeitintervalls tritt in einem Zeitabstand zwischen 18 und 25ms nach Einsetzen der Vokalisation auf (Abb.14, punktiert unterlegter Bereich bei type 1).

Auf akustische Simulation der vokalisationsgekoppelten Reizsituation durch Doppeltonreizung ergab sich keinerlei

bevorzugte Beantwortung eines bestimmten Zeitabstandes (Abb. 12d,e), ganz im Gegensatz zur vorhin geschilderten Situation bei Ankoppelung an die Vokalisation des Tieres (Abb.12b,c). Auch eine Verminderung der Antwortaktivität bei Zeitintervallen um 20ms trat nicht auf. Die Entladungsmuster überlappen sich entsprechend des gegenseitigen zeitlichen Abstandes der auslösenden Kunstreize. Dabei ist es ohne Belang, ob die Vokalisation durch ein Reizsignal simuliert wird, dessen konstant-frequenter Anteil im Grundfrequenzbereich bei der halben Ruhefrequenz (Abb.12d, vergleiche Abb.1)) oder im Bereich der ersten Harmonischen bei der Ruhefrequenz liegt (Abb.12e). Der zeitliche Abstand eines simulierten Echosignals wird folglich nur bei Ankoppelung an eine vorausgegangene Vokalisation bis zu 20ms nach deren Beginn mit maximaler und bei wenig längeren Zeitintervallen mit stark verminderter Aktivität beantwortet.

4.2.2. Typ 2 Neurone:

Entladungsmuster dieses Typs finden sich bei 38 von 189 (20%) der audio-vokal aktiven Neurone in der Paralemniskalen Zone. Sie zeigen bei Vokalisation tonische Aktivitätsmuster, die bereits bis zu etwa 50ms vor Beginn der Vokalisation einsetzen und bis zu deren Ende andauern (Abb.15a und b). Die Anzahl der Entladungen korreliert mit der Lautdauer (Abb.15c), wobei eine längere Lautdauer einer geringeren Anzahl an Entladungen entspricht. Im Beispiel der Abb.16 ist die Abhängigkeit der Entladungsaktivität dieses Neurons sowohl von der Dauer der Vokalisation (Abb.17 links) als auch von deren Frequenz (Abb.16 rechts) aufgetragen. Die Aktivität bei Vokalisation ist deutlich stärker abhängig von der Lautlänge. Bei sechs weiteren Typ 2 Neuronen konnte die Abhängigkeit der neuronalen Aktivität von der Länge der Lautäußerung quantifiziert werden. Die Lautdauern wurden in Klassen von 5ms Klassenbreite unterteilt, wobei Vokalisationslängen von weniger als 15ms und mehr als 50ms unter jeweils einer Klasse subsummiert wurden. Bei allen Neuronen nimmt mit abnehmender Lautlänge die Aktivität zu. Eine Verringerung der Dauer um 10ms

Abb.15 Zusammenfassung der Eigenschaften von Typ 2 Neuronen.

a. Typ 2 Neurone sind schwach spontanaktiv. Ihre Entladungsaktivität setzt bis zu 50ms vor Beginn einer Lautäußerung ein und dauert während der Vokalisation an (oben). Akustische Reizung bewirkt ein phasisches Entladungsmuster (unten).

b. Punktrasterdiagramm (oberer Teil) und Poststimulustime-Histogramm (untere Teilabbildung) einer Einzelzellentladung während Vokalisation. Die Aktivität des Neurons ist nachträglich geordnet nach der Länge der Lautäußerung (kurze Lautlängen im Punktraster-Diagramm unten).

c. Die Entladungsaktivität bei Vokalisation ist korreliert zu deren Dauer. Die Balken geben die Standardabweichung an.

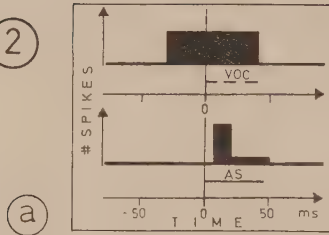
d. Registrierung dieser Einzelzellantwort auf akustische Reizung. Der akustische Reiz besitzt die Frequenz der Ruhefrequenz und eine Intensität von 72dB SPL.

e. Antwort des Neurons auf einen Reiz bei der Bestfrequenz. Das Entladungsmuster ist phasisch mit einer leichten tonischen Komponente.

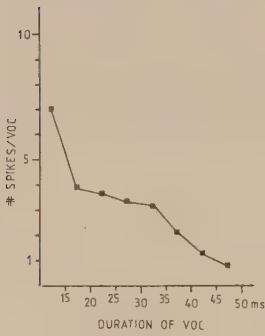
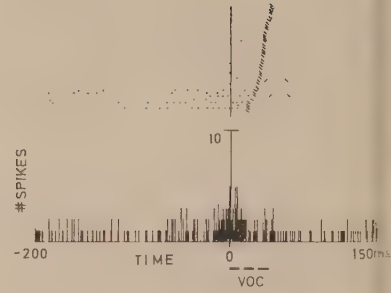
f. Abstimmkurve. Die Bestfrequenz liegt 2,2kHz oberhalb der Ruhefrequenz.

g. Bei Simulation der Echoortungssituation durch zeitliche Ankopplung eines akustischen Reizes an die Vokalisation ergibt sich für die Beantwortung des akustischen Reizes eine deutliche Bevorzugung von bestimmten Zeitabständen zum Beginn der vorausgegangenen Lautäußerung. Hier sind es 18ms.

type ②



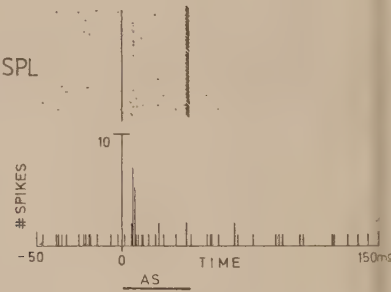
(b)



(c)

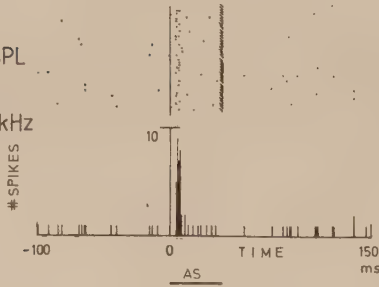
(d)

int
72 dB SPL
frq
= rf

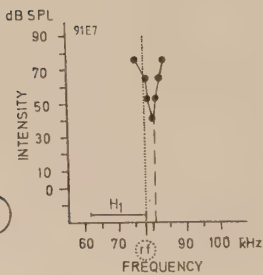


int
77 dB SPL
frq
rf + 2.2 kHz
(= bf)

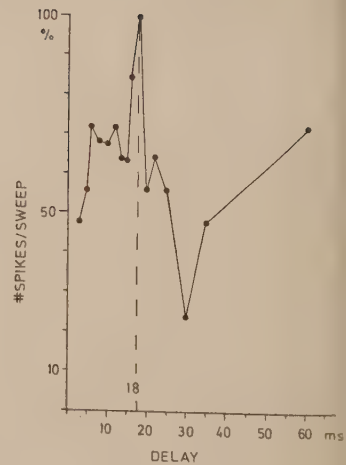
(e)



(f)



(g)



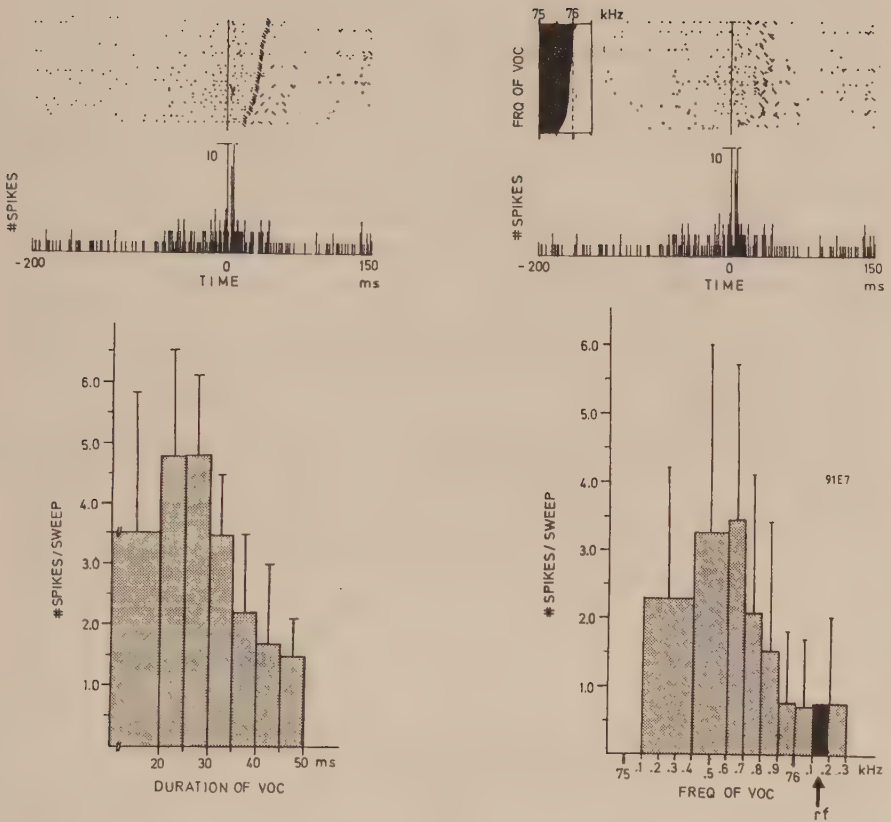


Abb.16 Vergleich der Korrelation der Entladungsaktivität eines Typ 2 Neurons bei Vokalisation zu deren Dauer und deren Frequenz (rechts). Oben ist jeweils die Registrierung der Entladungen gezeigt, einmal mit zunehmender Lautlänge (links), das zweitemal nach zunehmender Frequenz der Lautäußerung (rechts) nach oben hin angeordnet. Die Ruhefrequenz ist als schwarzer Balken im Histogramm dargestellt. Die Aktivität bei Vokalisation ist deutlich stärker abhängig von der Lautdauer.

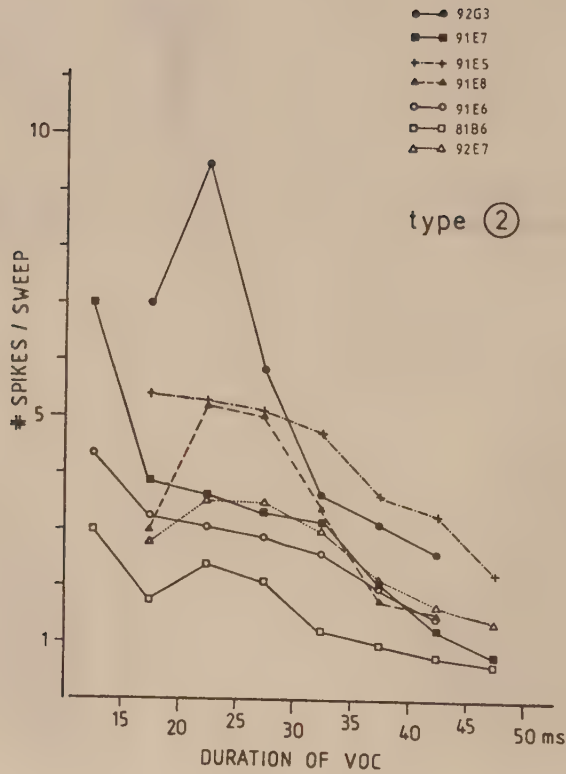


Abb.17 Abhängigkeit der Entladungsaktivität von sieben Typ 2 Neuronen bei Vokalisation von deren Dauer. Klassenbreite 5ms. Vokalisationslängen von weniger als 15ms und mehr als 50ms wurden unter jeweils einer Klasse subsummiert. Mit zunehmender Vokalisationslänge nimmt die Aktivität ab.

entspricht im Mittel einer Erhöhung der Entladungsanzahl um etwa 1,4 Entladungen pro Laut.

Auf akustische Reizung antworten diese Neurone mit phasischer Aktivität (Abb.15a und d). Die Latenzen liegen im Mittel bei 5,1ms ($\pm 1,6$ ms). Die akustischen Bestfrequenzen (Abb.15e, gestrichelte Linie und Abb.9) befinden sich bei 30 von 38 Neuronen dieses Typs im Frequenzbereich bis zu 2kHz, maximal bis zu 6kHz oberhalb der Ruhefrequenz der Fledermäuse. Die Minimalschwellenwerte betragen 30 bis 40dB SPL (Abb.15e).

Auch bei dieser Neuronenklasse hängt die Antwortstärke auf einen akustischen Reiz vom zeitlichen Abstand zum Beginn einer vorausgegangenen Vokalisation ab (Abb.17f). Bei sechs Neuronen dieser Klasse 2 konnte diese Abhängigkeit getestet werden. Die bevorzugt beantworteten Zeitabstände dieser Neurone liegen zwischen 15 und 30ms. In Abb.14 ist das für vier Einzelzellregistrierungen quantitativ dargestellt. Dieser Effekt läßt sich nicht durch akustische Doppeltonreizung erzielen, sondern ist gebunden an die Ankoppelung des akustischen Reizes an die Vokalisation der Fledermaus.

4.2.3. Typ 3 Neurone:

14 von 189 (7%) Neurone zeigen diesen Entladungstypus. Die Spontanaktivität ist während der Vokalisationsphasen deutlich höher (19,8 Entladungen pro Sekunde) als dann, wenn das Tier schweigt (2,9 Entladungen pro Sekunde) (Abb.18b und c). Phasische Aktivität tritt in einem Zeitbereich von etwa ± 10 ms um den Beginn und das Ende der Vokalisation auf. In einem Zeitbereich von etwa 20ms bis 80ms vor Einsetzen der Vokalisation ist die Spontanaktivität erniedrigt, ebenso im Zeitraum von ca. 10ms nach Beginn und bis zu 10ms vor dem Ende und von etwa 20ms bis 40ms nach Beenden der Lautäußerung (Abb.18a und b). Die Entladungsaktivität ist unabhängig von der Frequenz und der Dauer (Abb.18b) der Lautäußerung.

Akustische Reize erzeugten phasische Erregung (Abb.18), sowohl bei der Ruhefrequenz (Abb.18c), als auch bei der Bestfrequenz (Abb.18d). Die Bestfrequenzen von 13 von 14 Typ 3 Neuronen liegen bis zu 2kHz oberhalb der Ruhefrequenz (Abb.9

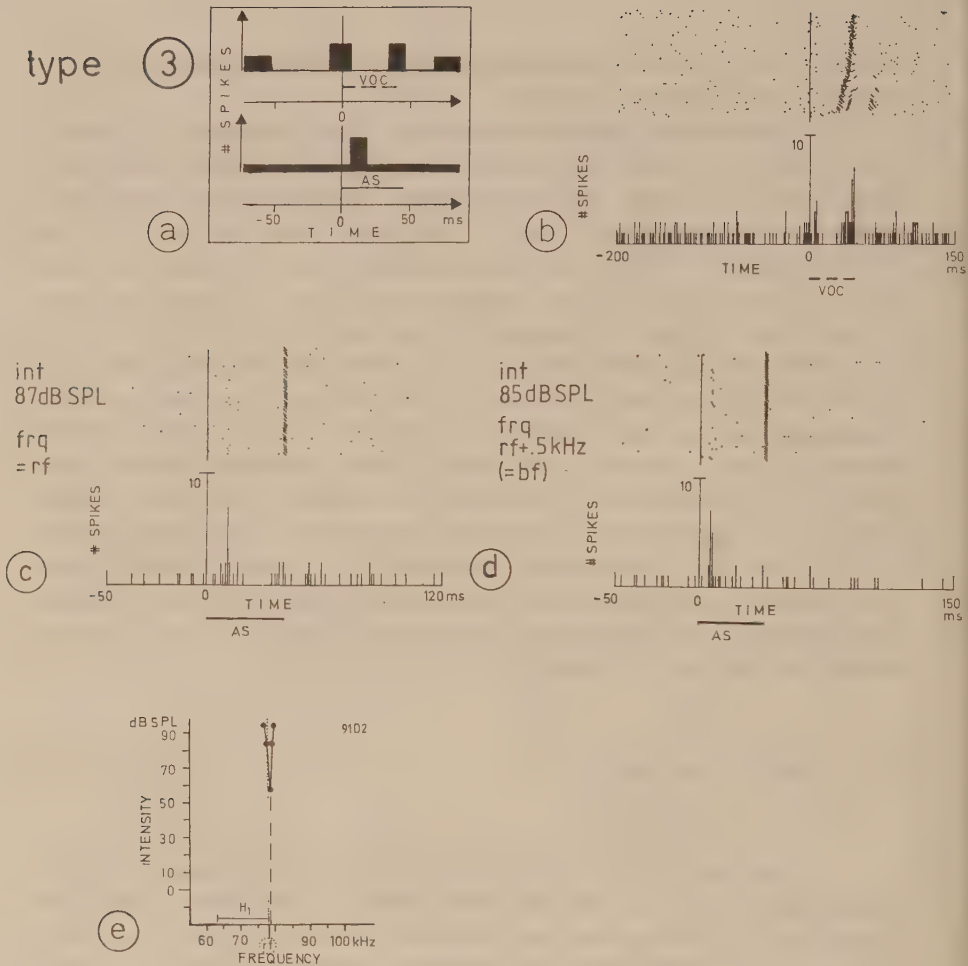


Abb.18 a. Typ 3 Neurone sind spontanaktiv. Die Spontanaktivität ist während der Vokalisationsphasen deutlich höher als dann, wenn das Tier schweigt. Bei Vokalisation tritt in einem Zeitbereich von etwa ± 10 ms um den Beginn und das Ende der Lautäußerung phasische Aktivität auf. Zwischen 20 ms und 80 ms vor Beginn, 20 ms bis 40 ms nach dem Beenden und im Zeitraum etwa 10 ms nach Beginn und 10 ms vor dem Ende ist die Spontanaktivität gehemmt. Auf akustische Reizung zeigen sie phasisch-tonische Aktivitätsmuster (unterer Teil). b. Registrierung einer Einzelzellaktivität bei Vokalisation. c. Entladungsmuster auf akustische Reizung bei der Ruhefrequenz und 87 dB SPL. Es tritt eine Phasische Antwort auf. d. Akustische Reizung bei der Bestfrequenz. Auch hier antwortet das Neuron mit einer phasischen Entladung. e. Abstimmkurve.

und 19e) und die Minimalschwellenwerte betragen 40 bis 50dB SPL (Abb.18e). Bei zeitlicher Ankoppelung eines akustischen Signals an eine Vokalisation war keine Beeinflussung der Antwortstärke zu beobachten.

4.2.4. Typ 4 Neurone:

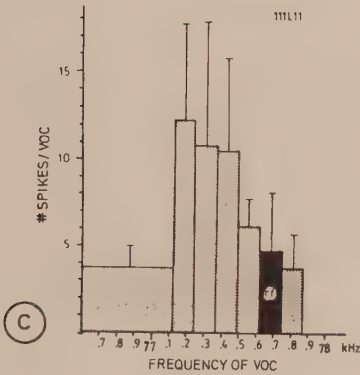
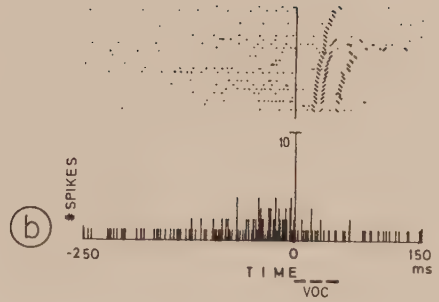
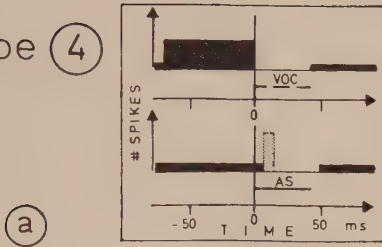
Beim 4. Neuronentyp, der durch 13% (25 von 189) der audio-vokal aktiven Neurone repräsentiert ist, äußert sich eine Vokalisation in einer bis zu 150ms vor deren Beginn einsetzenden Entladung (Abb.19a und b). Die Anzahl der Entladungen korreliert zur ausgesandten Frequenz der Vokalisation (Abb.19 und 20). Maximale Aktivität tritt im Beispiel der Abb 19c bei Vokalisationsfrequenzen 200 bis 500Hz unterhalb der Ruhefrequenz auf. Bei weiteren fünf Neuronen dieses Typs konnte die Abhängigkeit der Entladungsaktivität von der Vokalisationsfrequenz überprüft werden (Abb.20). Der getestete Frequenzbereich umfaßt den Bereich bis zu 1,1kHz unterhalb der Ruhefrequenz. Er wurde bei den verschiedenen Neuronen in Klassen von jeweils 100Hz, 125Hz oder 200Hz unterteilt. Die Anzahl der Entladungen steigt bei den zuletzt genannten fünf Neuronen kontinuierlich von etwa 1 Aktionspotential pro Lautäußerung bei der Ruhefrequenz auf im Mittel 2,5 Entladungen pro Laut bei einem Wert 0,5kHz unterhalb der Ruhefrequenz an. Das entspricht einem Anstieg der Entladungsrate mit abnehmender Frequenz um im Mittel etwa 111 Entladungen pro kHz und Sekunde.

Die Höhe der Spontanaktivität ist unabhängig von der generellen Vokalisationsaktivität. Die Aktionspotentiale besitzen relativ große Amplituden (max. 50 bis 100mV, extrazellulär). Ableitungen von Einzelzellen dieses Typs waren über eine vertikale Penetrationsstrecke von jeweils 100 bis 150µm zu erhalten.

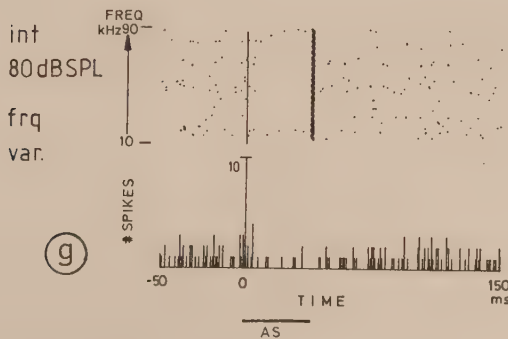
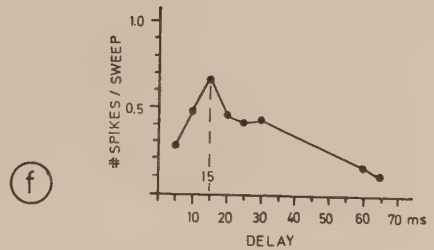
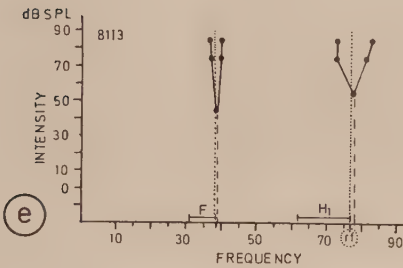
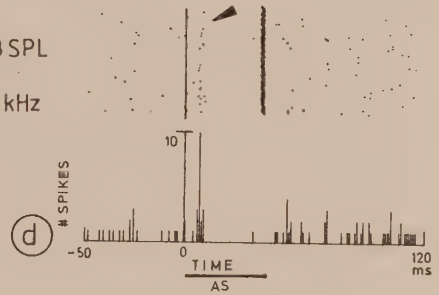
Akustische Reizung bewirkt bei 13 von 25 dieser unter Typ 4 zusammengefaßten Neurone eine sich während 25 bis 40fach wiederholter Reizpräsentation (Wiederholrate 3Hz, Reizintensität 20dB überschwellig) habituierende phasische Antwort mit relativ langen Latenzen von durchschnittlich 10,5ms $\pm$ 2,1ms (Abb.19d, Pfeil). Besonders ausgeprägt ist diese Habituation

Abb.19 a. Typ 4 Neurone weisen bei Vokalisation bis zu 150ms vor deren Beginn ein excitatorisches Entladungsmuster auf. Während der Lautäußerung selbst sind die Neurone gehemmt (oben). Auf akustische Reizung zeigen sie entweder eine sich rasch habituierende phasische Antwort oder sie sind gehemmt (unten). b. Entladungsmuster bei Vokalisation. Die Vokalisation ist nach oben hin zunehmenden Lautlänge entsprechend angeordnet. c. Die Entladungsaktivität bei Vokalisation korreliert mit der Frequenz des ausgesandten Lautes. Niedrigere Vokalisationsfrequenzen entsprechen einer höheren Aktivität. d. Die phasische Antwort auf einen akustischen Reiz habituiert nach wenigen Reizdurchläufen (Pfeil). e. Die Abstimmkurve weist Bestfrequenzen im Bereich oberhalb der halben und oberhalb der Ruhefrequenz auf, die sich nicht durch akustische Verzerrungen des Lautsprechers erklären lassen. f. Bei Simulation der Echoortungssituation durch Ankoppelung eines akustischen Signals an eine Vokalisation und systematischer Veränderung des zeitlichen Abstandes zum Beginn der vorausgegangenen Lautäußerung werden in diesem Beispiel Zeitabstände um 15ms bevorzugt beantwortet. g. Bei manchen Neuronen fand sich auf akustische Reizung auch eine Hemmung der Spontanaktivität über einen weiten Frequenzbereich von etwa 20 bis zu 80kHz. Die Entladungen sind in diesem Beispiel im Punktrasterdiagramm nach oben hin angeordnet entsprechend der zunehmenden Frequenz der akustischen Reiztöne.

type ④



int
75dB SPL
frq
rf+.5kHz
(=bf)



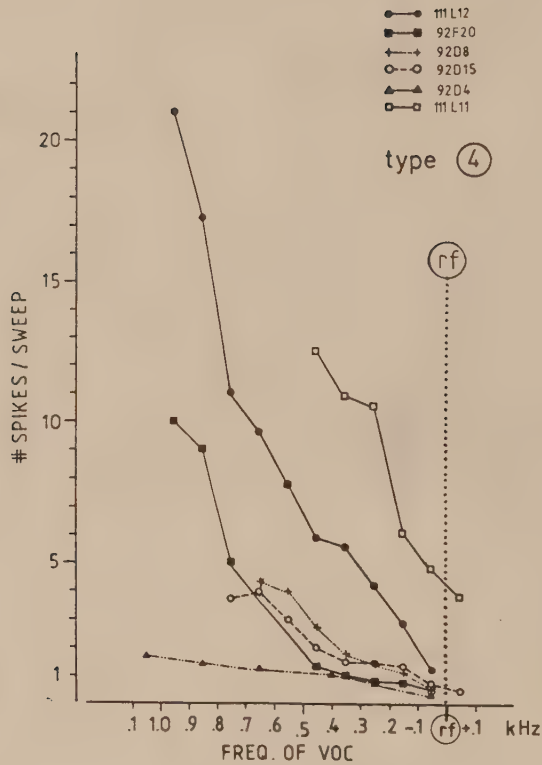
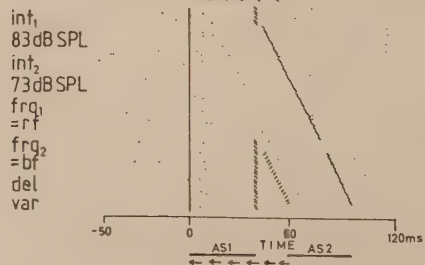
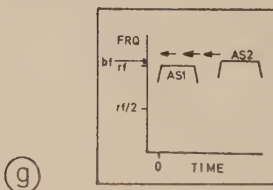
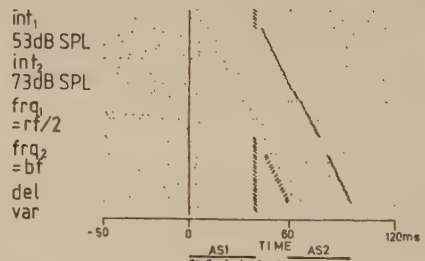
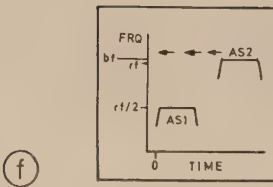
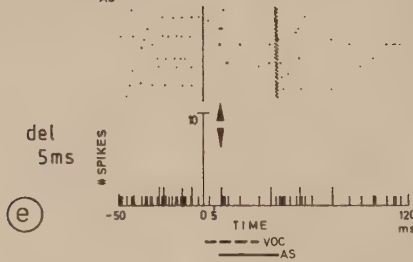
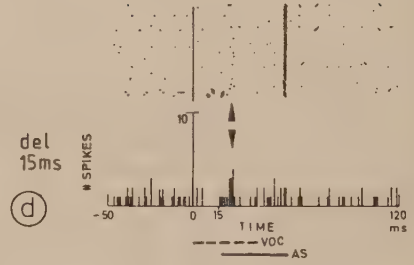
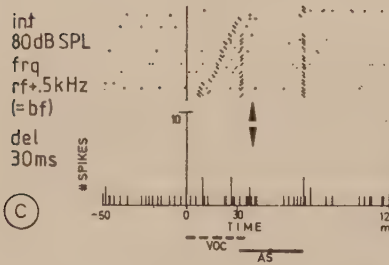
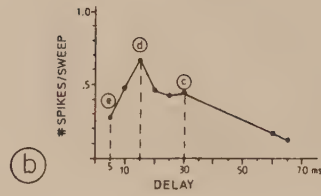
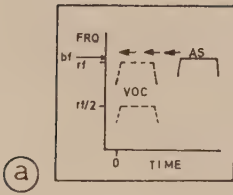


Abb.20 Die Aktivität der Typ 4 Neurone bei Vokalisation nimmt mit abnehmender Frequenz der Lautäußerung zu. Dies ist hier bei 6 verschiedenen Neuronen demonstriert.

Abb.21 a. Simulation der Echoortungssituation durch Ankoppelung eines akustischen Signals mit einer der besten Frequenz entsprechenden Reizfrequenz an eine Vokalisation. b. Die Entladungsaktivität auf den akustischen Reiz ist abhängig vom zeitlichen Abstand zur vorausgegangenen Vokalisation. c. Bei einem Zeitabstand von 30ms ist die Beantwortung des angekoppelten akustischen Signals schwach ausgeprägt (Pfeile). d. Optimal beantwortet wird ein Zeitabstand von 15ms (Pfeile). e. Bei weitergehender Verkleinerung des zeitlichen Abstandes zum Beginn der Lautäußerung wird die Entladungsaktivität wieder geringer (Pfeile). f. Rein akustische Simulation der Echoortungssituation durch Doppelpulsreizung. Im hier aufgeführten Beispiel liegt die Frequenz des konstantfrequenten Anteils des ersten Reizpulses bei der halben Ruhefrequenz. Der zweite Puls besitzt wiederum eine der Bestfrequenz entsprechende Reizfrequenz. Bei kontinuierlicher zeitlicher Annäherung der Pulsanfänge aneinander ergibt sich kein bevorzugt beantwortetes Zeitintervall. g. Das gleiche gilt, wenn die Frequenz des konstantfrequenten Teils des ersten Pulses bei der halben Ruhefrequenz liegt.



bei Reizfrequenzen um die Ruhefrequenz. Die Bestfrequenzen liegen bei 10 von 14 Neuronen bis zu 2kHz oberhalb der Ruhefrequenz (Abb.9). Ein Typ 4 Neuron wies auch im entsprechenden Grundfrequenzbereich bei halben Frequenzwerten der oberen Bestfrequenz ein Minimum der Abstimmkurve auf. Dieses Neuron ist in Abb.19 wiedergegeben (Abb.19e).

Bei drei der Typ 4 Neurone, die ein phasisches Antwortverhalten auf akustische Reizung aufwiesen, erwies sich bei zeitlicher Anbindung eines akustischen Signals an die Vokalisation die Länge des Zeitintervalls zum Beginn der vorausgegangenen Lautäußerung als entscheidend für die Beantwortung des akustischen Signals. Maximal beantwortet wurden Reize im Zeitabstand von 10, 12 und 15ms zum Vokalisationsbeginn. Ein Beispiel zeigt die Abb.21a bis e. Für zwei Neurone ist diese Abhängigkeit in Abb.14 quantitativ dargestellt. Durch akustische Doppeltonreizung konnte dieser Effekt nicht ausgelöst werden (Abb.21f und g), unabhängig davon, ob die Vokalisation durch einen Reiz mit konstantfrequentem Anteil bei der halben (Abb.21f) oder der ganzen Ruhefrequenz (Abb.21) simuliert wurde.

12 von 25 der Neurone dieser Klasse 4 waren bei akustischer Reizung über einen weiten Frequenzbereich hin gehemmt (Abb.19g). Die Hemmung der Spontanaktivität reichte von Reizfrequenzen von etwa 20 bis zu über 90kHz. Eine Abhängigkeit der Hemmung vom zeitlichen Abstand zu einer vorausgegangenen Lautäußerung war nicht festzustellen.

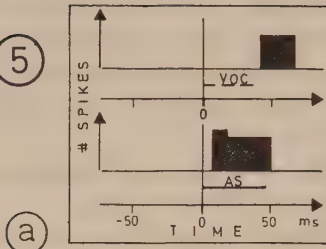
4.2.5. Typ 5 Neurone:

Die Klasse 5 der sensomotorisch aktiven Neurone ist durch 10% (18 von 189) vertreten. Sie weist excitatorische Entladungsmuster etwa 15ms nach Ende der Vokalisation auf (Abb.22a und b), die für einen Zeitraum von ca. 25ms andauern und unabhängig von der Frequenz und Dauer (Abb.22b) der Lautäußerung sind. Auch diese Neurone besitzen wie die Neurone des 4. Typs große Amplituden ihrer Aktionspotentiale (max. 100mV, extrazellulär) und sind über eine Penetrationsstrecke von mehr als 100µm diskriminierbar.

Reizung mittels akustischer Signale bewirkt sowohl bei der Ruhe- (Abb.22c) als auch bei der Bestfrequenz (Abb.22d) pha-

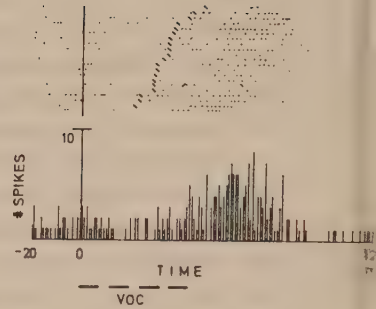
type

(5)



(a)

(b)



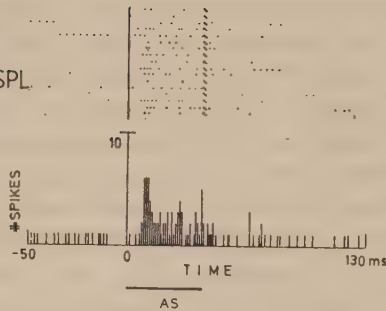
int

78dB SPL

frq

= rf

(c)



int

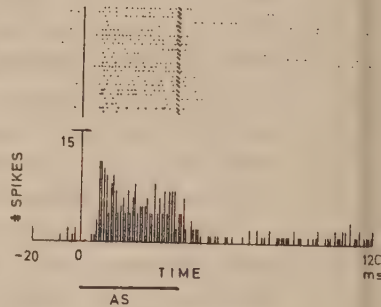
75dB SPL

frq

rf + 3 kHz

(= bf)

(d)



(e)

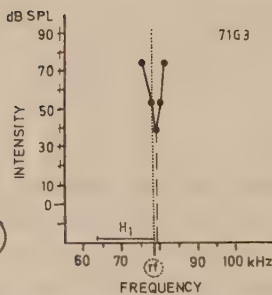


Abb.22 a. Neurone des Typs 5 zeigen bei Vokalisation eine Entladungsaktivität, die erst nach dem Ende der Lautäußerung einsetzt (oben). Auf akustische Reizung hingegen antworten sie mit einem weitgehend tonischen Aktivitätsmuster, das mit Latenzen um 8ms einsetzt (unten). b. Entladungsmuster bei Vokalisation. c. Aktivitätsmuster auf akustische Reizung bei der Ruhefrequenz. Es tritt ein phasisch-tonisches Entladungsmuster auf. d. Entladungsmuster bei der Bestfrequenz. e. Abstimmkurve.

sisch-tonische Aktivität mit einer mittleren Latenz von 7,4ms (+/-1,3ms). Die Bestfrequenzen liegen bei 16 von 18 Neuronen bis zu 2kHz oberhalb der Ruhefrequenz (Abb.9) bei Minimal-schwellen zwischen 30 und 40dB SPL (Abb. 22e und 10). Bei zeitlicher Ankoppelung an eine Vokalisation ergibt sich keine Beeinflussung der Antworteigenschaften.

4.3. Lokalisation der fünf verschiedenen Neuronentypen

Fast alle der audio-vokal aktiven Neurone sind innerhalb des als Paralemniskaler Zone abgegrenzten Gebietes lokalisiert (Abb.5, 23 und 24). Obwohl die Neurone der fünf verschiedenen Typen sehr untereinander vermischt und weit zerstreut vorkommen, zeigen sich doch Tendenzen einer bevorzugten, räumlich unterschiedlichen Verteilung. So sind die Neurone der Typen 1, 2 und 3 eher im caudalen, diejenigen der Typen 4 und 5 im rostralen Bereich der Paralemniskalen Zone zu finden (Abb.23). Besonders deutlich wird dies bei den zahlenmäßig am stärksten vertretenen Typ 1 Neuronen im Vergleich zu denen des Typs 4 und 5. Auch Typ 3 Neurone sind von denen des Typs 4 und 5 in rostro-caudaler Richtung abgrenzbar. Im Vergleich zu denen des 2. Typs liegen sie eher in lateralen Bereichen, wohingegen Typ 2 Neurone eher medial angeordnet sind (Abb.24). Neurone der 4. Klasse finden sich meist etwas dorsaler als solche der 5. Klasse (Abb.23 und 24). Bezogen auf ihre relativ geringe Anzahl im abgeleiteten Ensemble (nur etwa jeweils 10%) sind Neurone dieser beiden Klassen über ein relativ großes Volumen der Paralemniskalen Zone verteilt zu finden. Das entspricht auch dem wegen physiologischer Eigenschaften vermuteten größeren Zelldurchmesser (vergleiche Abschnitte 2.4 und 2.5). Auch histologisch sind im rostralen Bereich der Paralemniskalen Zone größere Zellen zu finden als caudal (Abb.6).

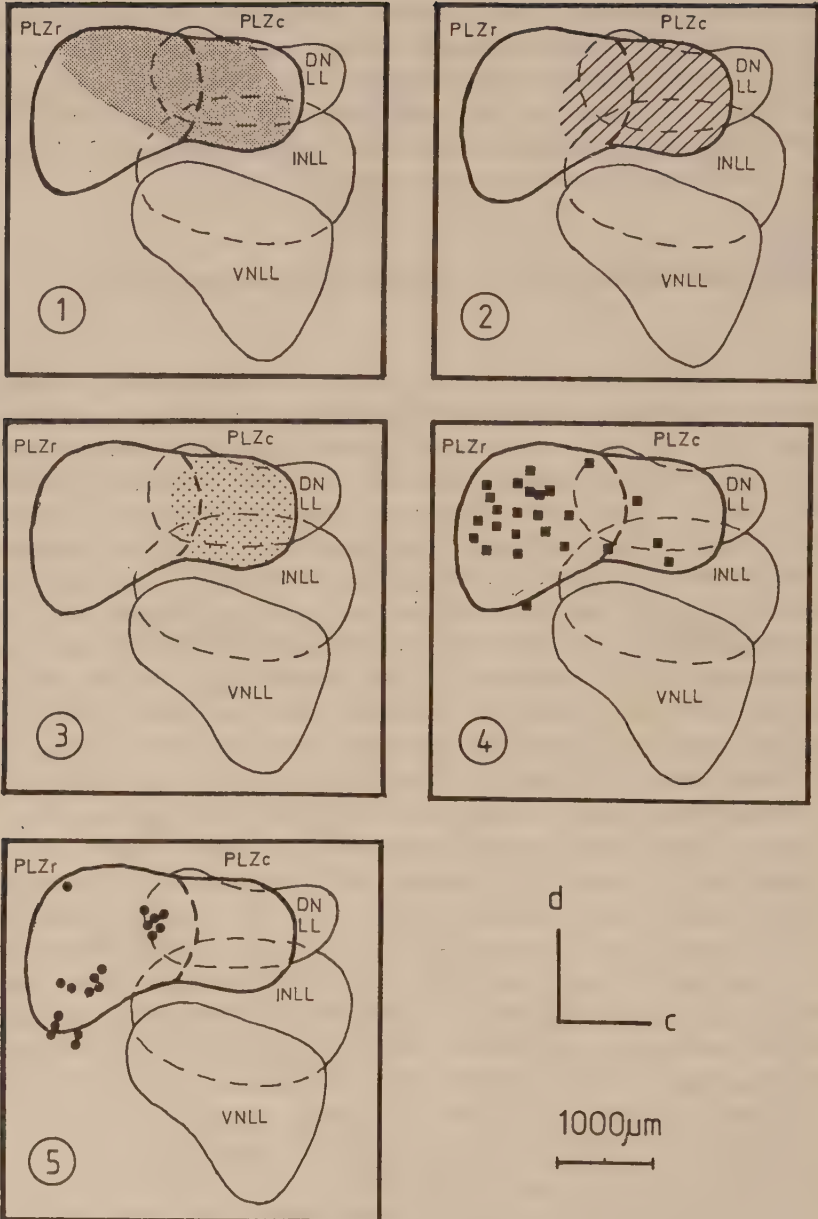


Abb.23 Parasagittale Rekonstruktion der räumlichen Anordnung der Neurone der Typen 1 bis 5. Die Paralemniskale Zone ist stark umrandet dargestellt. Einzelheiten siehe Text.

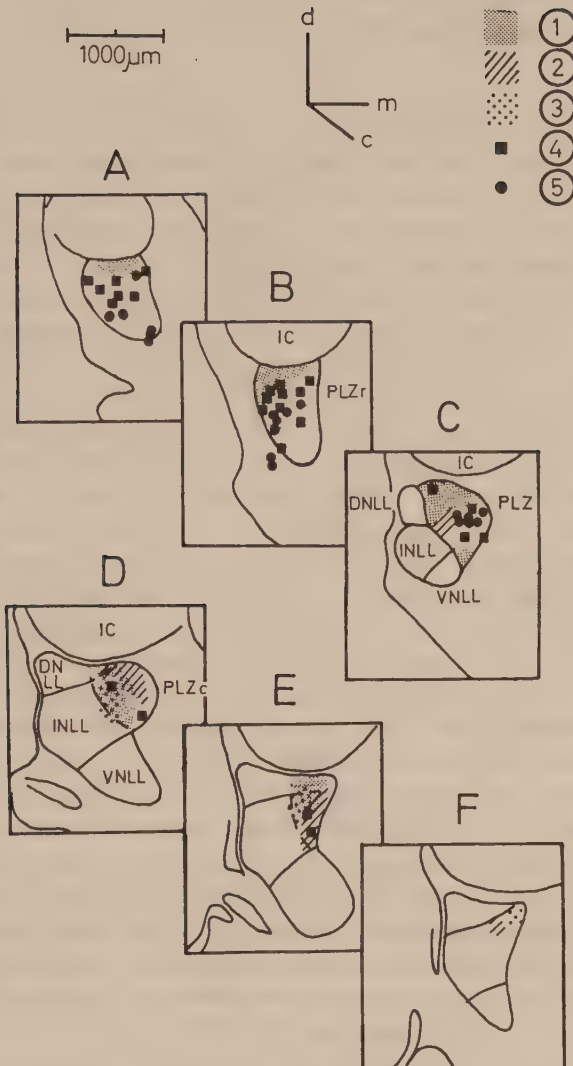


Abb.24 Lokalisation der Neurone der Typen 1 bis 5 in frontaler Ansicht. Die Schnittebenen A (rostral) bis F (caudal) sind in Abb.5 angegeben. Einzelheiten siehe Text.

4.4. nur akustisch aktivierbare Neurone in der Paralemniskalen Zone

118 von 335 der in der Paralemniskalen Zone abgeleiteten Neuronen, das sind 35%, sind nur durch akustische Reize aktivierbar. Ihre excitatorischen Bestfrequenzen liegen bei 95 von 104 bestimmten Werten im Bereich bis zu 7kHz oberhalb der Ruhefrequenz der Hufeisennasen (Abb. 25a). 29 dieser Neurone weisen in ihren Antworteigenschaften große Ähnlichkeit zu Neuronen des Typs 1 auf. Auch sie sind spontanaktiv. Eine Vokalisation hat aber keinen hemmenden Einfluß. Sie wird genauso mit einem phasisch-tonischen Entladungsmuster beantwortet wie ein akustischer Reiz mit entsprechenden Parametern. Dies wird beispielsweise beim Vergleich der Aktivitäten bei Vokalisation und rückgespielter Vokalisation deutlich (Abb. 26a). Das Entladungsmuster bei der Bestfrequenz ist ebenfalls phasisch-tonisch (Abb. 26c). Die Latenzen betragen im Mittel 5,9ms $\pm$ 0,9ms. Die Abstimmeeigenschaften ergeben Bestfrequenzen, die bei 26 von 29 getesteten Neuronen 2 bis 4kHz oberhalb der Ruhefrequenz (Abb. 25b) liegen. Die Schwellenwerte liegen um 0dB SPL (Abb. 26b). Die Form der Abstimmkurve ist asymmetrisch und weist flachere Flankenverläufe zum hochfrequenten Frequenzbereich hin auf. Die Neurone besitzen Q_{10dB} -Werte von durchschnittlich 52. Die Dynamik-Kennlinie ist nicht-monoton mit "Bestamplituden"-Werten zwischen 30 und 80dB SPL (Abb. 26e). Besonders im Bereich um die Bestfrequenz werden kleine Veränderungen der Reizfrequenz mit großen Veränderungen der Entladungsaktivität beantwortet (Abb. 26f). Innerhalb eines Bereichs von nur $\pm$ 500Hz um die Bestfrequenz herum steigt die Aktivität mit zunehmender Abweichung von der Ruhefrequenz auf mehr als das 5-fache an.

Das Antwortverhalten auf akustische Reize unterschiedlicher Frequenz ist nicht gleichbleibend phasisch-tonisch, wie bei den Typ 1 Neuronen, sondern wechselt. Bei einer Reizfrequenz nur 100 bis 400Hz oberhalb der Ruhefrequenz, aber noch unterhalb der Bestfrequenz ist die Spontanaktivität zwischen den Reizen einer Reizfolge über einen Frequenzbereich von wenigen hundert Hertz erhöht, während des Reizes selbst aber gehemmt (Abb. 26b und d). Es tritt eine sehr schwache pha-

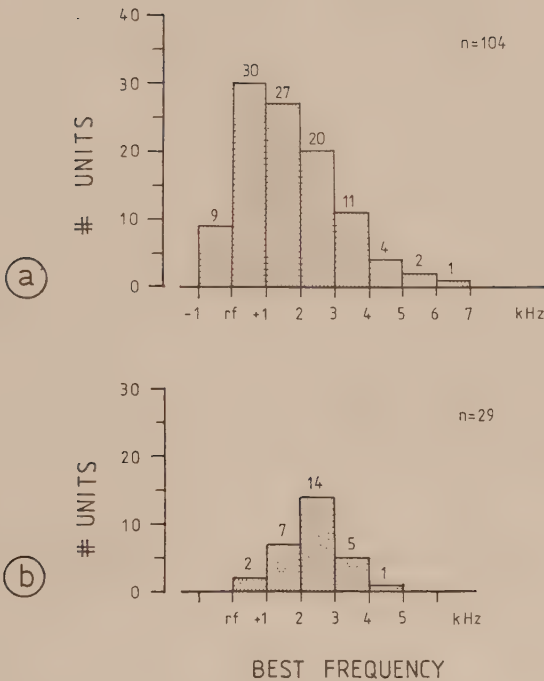


Abb.25 a. Beste excitatorische Frequenzen aller nur akustisch aktivierbaren Neurone in der Paralemniskalen Zone, bei denen eine Bestfrequenzbestimmung vorgenommen werden konnte. b. Bestfrequenzen nur akustisch aktivierbarer Neurone mit Kodiereigenschaften, die weitgehend denen der Typ 1 Neurone bei akustischer Reizung entsprechen.

Abb.26 Beispiel für ein nur akustisch aktivierbares Neuron.

a. Während der Vokalisation zeigt das Neuron ebenso phasisch tonische Aktivität wie auf die mit einem Abstand von 60ms dazu rückgespielte Vokalisation.

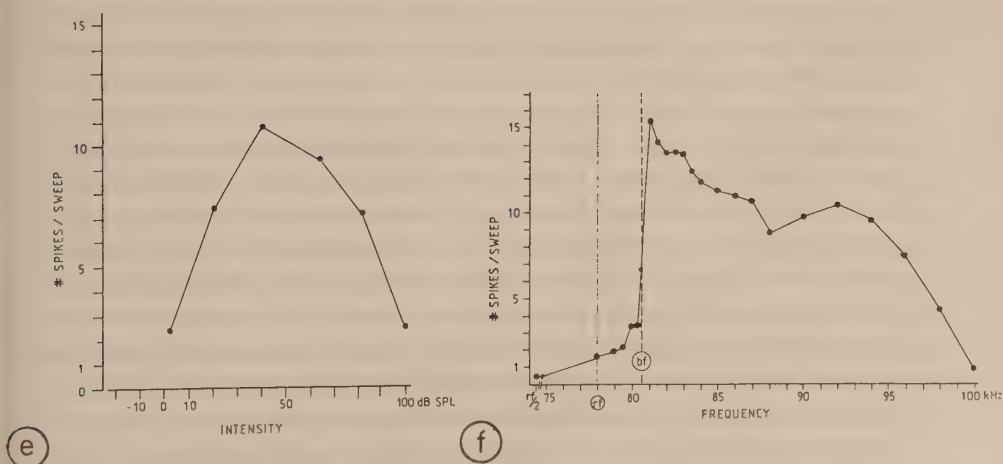
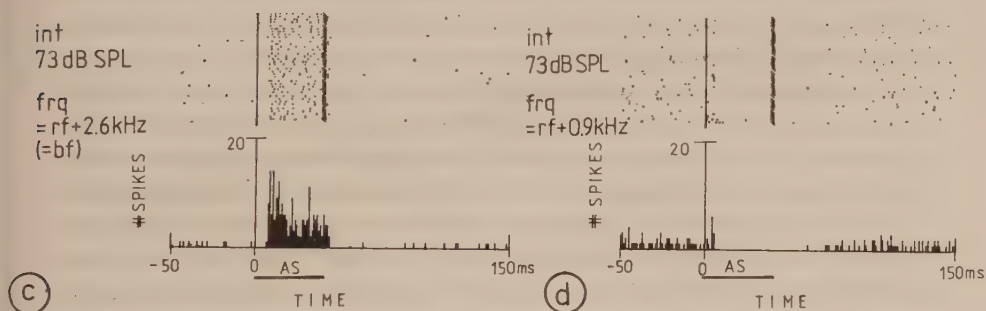
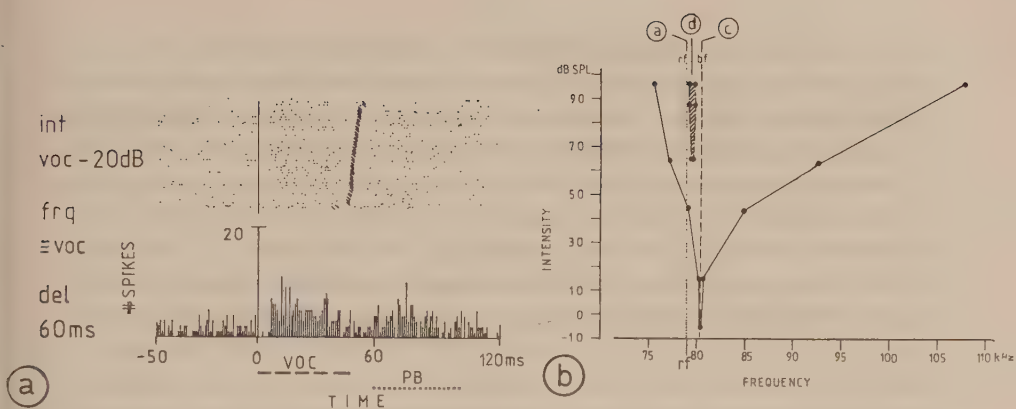
b. Abstimmkurve. Die beste Frequenz (bf, gestrichelte Linie) liegt 2,6kHz oberhalb der Ruhefrequenz (rf, gepunktete Linie). Innerhalb des schraffierten Bereichs zeigt das Neuron das in b., im übrigen das in a. wiedergegebene Entladungsmuster.

c. Das Entladungsmuster auf einen Tonpuls bei der Bestfrequenz ist phasisch-tonisch.

d. Bei einer Reizfrequenz 100 bis 400 Hz oberhalb der Ruhefrequenz, aber noch unterhalb der Bestfrequenz ist die Spontanaktivität über einen Frequenzbereich von nur wenigen hundert Hertz insgesamt erhöht, während des Reizes selbst aber gehemmt. Es tritt eine leichte phasische Antwort auf.

e. Der Verlauf der Dynamikkennlinie ist nicht-monoton mit "Bestamplituden" im Bereich zwischen 20 und 80dB SPL.

f. Unterschiedliche Reizfrequenzen werden mit teilweise erheblichen Unterschieden der Entladungsaktivität beantwortet. Besonders im Bereich um die Bestfrequenz (gestrichelte Linie) verändert sich die Aktivität sehr stark bereits bei kleinen Veränderungen der Frequenz.



sische Antwort auf. Die Latenz beträgt wie bei der phasisch-tonischen Antwort im Mittel 5,8ms $\pm$ 0,8ms. Die Aktivität dieser Neurone bei Simulation der Echoortungssituation wurde nicht getestet.

4.5. Zusammenfassung der physiologischen Eigenschaften der Neurone der Paralemniskalen Zone

Es wurde die Entladungsaktivität von 755 Einzelzellen im Mittel- und Stammhirn von Rhinolophus rouxi bei Vokalisation und akustischer Reizung getestet. Davon wiesen 189 Neurone Aktivitäten auf, die sich bei Vokalisation der Fledermaus in einem anderen Entladungsmuster äußerten als auf auf die rückgespielte Vokalisation und akustisch nahezu identische Kunstreize. Diese Neurone werden als audio-vokal aktive Neurone bezeichnet. Sie sind in einem cytologisch und faserarchitektonisch abgrenzbaren Gebiet im dorsalen lateralen Tegmentum lokalisiert. Dieses Gebiet wird der Paralemniskalen Zone homologisiert (Abb.5 und 6). Die Einzelzellaktivitäten der audio-vokalen Neurone lassen sich in fünf Typen unterteilen (Abb.7). Gemeinsamkeiten dieser Neuronenklassen sind: erstens, ihre Aktivität ist nicht zur Atmung ohne begleitende Vokalisation korreliert. Die typischen Entladungsmuster treten nur dann auf, wenn die Ausatmung mit einer Lautäußerung verbunden ist (Abb.8). Zweitens, alle audio-vokal aktiven Neurone sind spontanaktiv, wobei die Höhe der Spontanaktivität bei Typ 1 und 3 Neuronen dann, wenn das Tier vokalisationsaktiv ist, höher ist als während der Zeit, wenn das Tier nicht vokalisiert (Abb.7). Drittens, die Entladungsaktivität auf akustische Reize zeigt bei fast allen Neuronen der fünf Klassen ein phasisches oder phasisch-tonisches Muster (untere Hälfte der Teilabbildungen in Abb.7). Die excitatorischen Bestfrequenzen liegen bei 183 von 189 audio-vokal aktiven Neuronen (97%) in einem Frequenzbereich von der Ruhefrequenz bis zu maximal 6kHz oberhalb davon (Abb.9), wobei 128 von 189 Neuronen (68%) Bestfrequenzen im Bereich bis zu nur 2kHz oberhalb der Ruhefrequenz aufweisen.

Der weitaus häufigste Entladungstyp ist der der Typ 1 Neurone (94 von 189 Neuronen, 50%). Während der Vokalisation ist die Spontanaktivität gehemmt. Akustische Reize werden demgegenüber mit excitatorischer Aktivität beantwortet (Abb.7, 11, 12). Die Form der Abstimmkurve, die akustische Bestfrequenz im Frequenzbereich oberhalb der Ruhefrequenz, die Dynamikkennlinie und die Sensitivität gegenüber kleinen Frequenzveränderungen um die Bestfrequenz herum finden in solchen Echoparametern eine Entsprechung, die bei unterschiedlich weit Dopplerverschobenen Echosignalen auftreten (Abb.9,11,13). Bei einer Simulation der Echoortungssituation erweist sich der zeitliche Abstand des simulierten Echosignals zur vorausgegangenen Vokalisation als entscheidend (Abb.12, 14). Auf den akustischen Reiz wird bei Zeitabständen zwischen 7 und 16ms mit maximaler Erregung geantwortet. Im Zeitintervall von 18ms bis 25ms nach Beginn der vorausgegangenen Vokalisation ist die Antwort auf das simulierte Echosignal stark vermindert. Das Auftreten dieser zeitabstands-abhängigen Effekte ist gebunden an die Lautäußerung der Fledermaus. Sie läßt sich nicht durch einen akustisch nahezu identischen Reiz ersetzen (Abb.12).

Typ 2 Neurone zeigen bereits bis zu 50ms, Typ 4 Neurone bis zu 150ms vor Einsetzen der Lautäußerung tonische Aktivität (Abb.7,15,19). Sie ist bei Typ 2 Neuronen mit der Dauer und bei Typ 4 Neuronen mit der Frequenz der Vokalisation korreliert (Abb.16,17,20). Eine kürzere Lautlänge beziehungsweise niedrigere Frequenz entsprechen einer erhöhten Aktivität. Akustische Reizung erzeugt bei Neuronen des 2. Typs phasisch-tonische bei denen des 4. Typs eine sich habituierende phasische Aktivität oder auch Hemmung (Abb.7,15,19). Bei der Simulation der Echoortungssituation ist auch bei diesen beiden Typen der Zeitabstand zum Beginn der vorausgegangenen Vokalisation entscheidend für die Stärke der Antwort auf das simulierte Echo (Abb.21,14). Maximale Erregung tritt im Zeitabstand von 15 bis 30ms (Typ 2) und 10 bis 15ms (Typ 4) nach Vokalisationsbeginn auf. Diese Effekte sind wiederum gebunden an eine vorausgegangene Lautäußerung, die sich nicht durch einen akustischen Reiz ersetzen läßt (Abb.21).

Die fünf Typen audio-vokal aktiver Neurone sind in unterschiedlichen Gebieten der Paralemniskalen Zone lokalisiert

(Abb. 23,24). Ihr Vorkommen überlappt sich aber teilweise gegenseitig.

Neben den 189 audio-vokal aktiven Neuronen sind auch 118 Neurone (35%) in der Paralemniskalen Zone lokalisiert, die sich nur durch akustische Reize aktivieren lassen. 91% der bestimmten Bestfrequenzen liegen in einem Bereich, der Frequenzen zwischen der Ruhefrequenz bis zu 7kHz oberhalb davon umfaßt (Abb.25). 29 Neurone (25%) weisen in ihren Antwortmustern sehr große Ähnlichkeit zu den akustischen Antworten der Typ 1 Neurone auf (Abb.26).

Etwa 8% (28 von 335 Einzelzellen) der Neurone in der Paralemniskalen Zone weisen zu keiner der getesteten Reizqualitäten (Vokalisation, Vokalisation und angekoppelter akustischer Reiz, akustische Einzel- und Doppelpulsreizung, Atmung und Ohrbewegung) Antwortkorrelationen auf.

4.6. anatomische Verbindungen der Paralemniskalen Zone (Injektion von Weizenkeim-gekoppelter Meerrettich- peroxidase)

Die oben beschriebene unterschiedliche Aktivität von Neuronen in der Paralemniskalen Zone auf akustische Reize und bei der Vokalisation der Fledermaus spiegelt sich auch in einer anatomisch feststellbaren Zwischenstellung der Paralemniskalen Zone zwischen dem auditorischen System einerseits und vokalisationsinvolvierten Systemen andererseits wieder. Dies wird an den Verschaltungsmustern nach Injektion von Weizenkeim-gekoppelter Meerrettichperoxidase (WGA-HRP) deutlich. Die Lage derjenigen Injektionsorte, die zur Untersuchung der Verschaltung der Paralemniskalen Zone herangezogen wurden (AV10 und AV11) sind in der Abb.27 in Frontalsicht und in Abb.3 in parasagittaler Ansicht wiedergegeben. Sie beschränken sich in ihrer räumlichen Ausdehnung auf das hier als Paralemniskale Zone beschriebene Gebiet. Die Projektionsmuster aus dem Versuch AV11 sind in Abb.28 auf die Frontalschnittserie des Hirnatlasses von Rhinolophus rouxi (Radtke-Schuller, unveröffent-

licht) projiziert. Das Zentrum des Injektionsortes liegt im rostralen Bereich der Paralemniskalen Zone (Abb.27 und Abb. 28E).

4.6.1. Endgebiete retrograder Markierung (Eingänge zur Paralemniskalen Zone)

Retrograd markierte Zellen in auditorischen Verarbeitungszentren finden sich in zwei unterschiedlichen Systemen. Einen sehr stark ausgeprägten Eingang zur Paralemniskalen Zone stellt der Nucleus des zentralen auditorischen Traktes (ncat, Abb.28E,F,G und Abb. 29) dar. Der andere auditorische Eingang wird von Kernen der klassischen aufsteigenden Hörbahn gebildet, vor allem vom dorsalen Lateralen Lemniskuskern (dnll, Abb.28E,F,G und 30), aber auch der lateralen Oberen Olive (lso, Abb.28H) und dem Zentralkern des Colliculus inferior (icc, Abb.28E,F,G).

Außerdem projizieren die dem Zentralkern des Colliculus inferior angelagerten Strukturen zur Paralemniskalen Zone, wie der Rostralpol (icr, Abb.28D), der ventromediale Colliculus inferior (icvm, Abb.28E,F,G) und der Externe Nucleus (icx, Abb.28E,F,G). Weitere Eingänge erhält die Paralemniskale Zone vor allem aus dem dorsalen Hypothalamusbereich (dhyp, Abb.28A und Abb.30), dem direkt medial zum Facialiskern gelegenen Bereich der Formatio reticularis (homologisiert dem Lateralen Nc.paragigantocellularis, lpgi, Abb.28I und Abb.32) und der contralateralen Paralemniskalen Zone (Abb.28D,E,F,G und Abb. 30). Auch in den tiefen Schichten des Colliculus superior sind einige retrograd markierte Zellen (Abb.28C,D und 34) lokalisiert.

Es finden sich keine direkten Projektionen von kortikalen Strukturen, vom Zentralen Höhlengrau (pag), Nc. cuneiformis (cun) oder Nc. parabrachialis.

4.6.2. Endgebiete anterograder Markierung (Ausgänge der Paralemniskalen Zone)

Als einziges Zentrum der aufsteigenden Hörbahn weist der rostrale und ventrale Bereich des Zentralkerns des Colliculus inferior (icc, Abb.28E,F,G) Endgebiete anterograder Markierung nach Injektion von WGA-HRP in die Paralemniskale Zone auf.

Terminalendigungen aus der Paralemniskalen Zone abgehender Axone sind auch in dem Zentralkern des Colliculus inferior angelagerten Strukturen wie Rostralpol (icr, Abb.28D), ventromedialer Teil (icvm, Abb.28E, F, G) und Externer Nucleus (icx, Abb.28E,F,G) zu finden. Auch ein direkt dorsomedial des medialen Kniekörpers (mgb) gelegener Bereich (dmgb, Abb.28B) stellt ein anterograd markiertes Projektionsgebiet dar.

Massive Projektionen führen zu den mittleren und tiefen Schichten des Colliculus superior (sc, vor allem contralateral, Abb.28B,C,D,E,F und Abb.34). Weitere Zielgebiete der Projektionen aus der Paralemniskalen Zone sind die Prätectale Region (pa, Abb.28B), die Substantia nigra (sn, Abb.28B,C), zentrale und ventrale Bereiche des Nc. trigeminus (tri, Abb.28H), mediale Teile im contralateralen und dorsolaterale Teile im ipsilateralen Facialiskern (fac, Abb.28I und Abb.33), sowie die den Facialiskern medial und caudal umgebende *Formatio reticularis*. Schwach markierte Terminalendigungen finden sich auch im rostralen Nc. ambiguus (amb, vor allem contralateral, Abb.28K) und der ihn umgebenden *Formatio reticularis*.

Die Paralemniskale Zone steht demzufolge auch als Ausgangsgebiet für Projektionen nicht in direkter Verbindung mit dem Zentralen Höhlengrau (pag), dem Nc. cuneiformis (cun) oder dem Nc. parabrachialis. In diesen Gebieten führt elektrische Reizung zur Aussendung von Ortungslauten. Der Nc. parabrachialis ist zudem an der Steuerung der Atmung beteiligt (vergleiche die Diskussion).

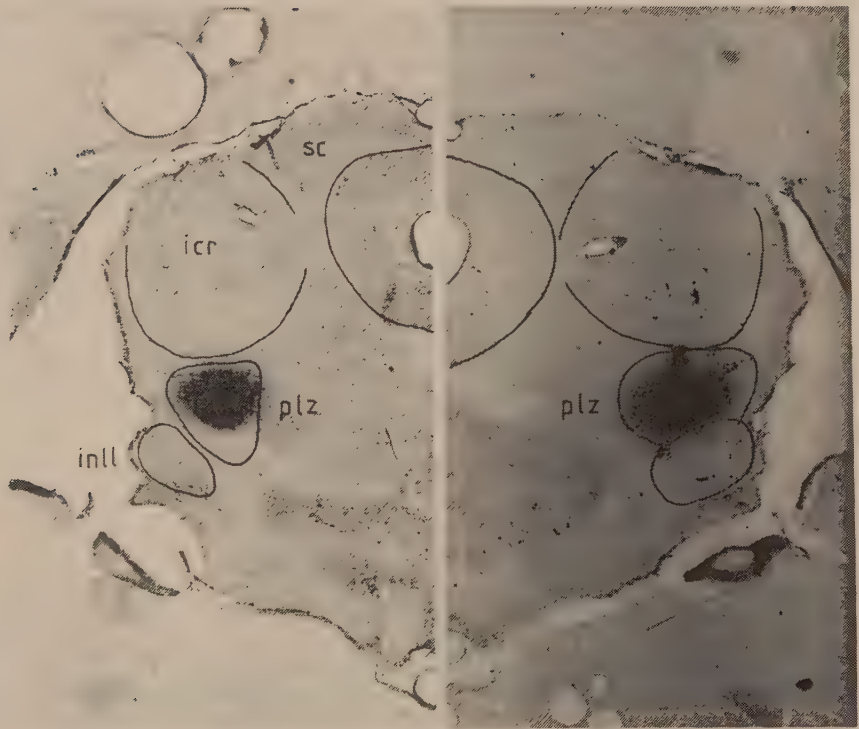


Abb.27 Zwei Injektionsorte von Weizenkeim-gekoppelter Meerrettichperoxidase in die Paralemniskale Zone sind in DAB reagierten Frontalschnitten (AV10, links und AV11, rechts) dargestellt.

Abb.28 Zeichnerische Darstellung der Projektionsmuster nach Injektion von WGA-HRP in die Paralemniskale Zone. A zeigt den rostralsten und K den caudalsten Frontalschnitt. Die Zahlenangaben geben die zugehörigen Atlasschnittebenen wieder. Einzelheiten siehe Text.

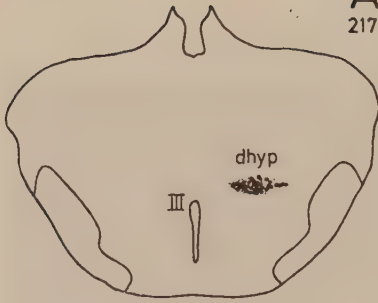
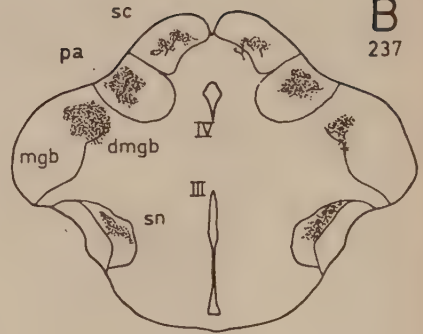
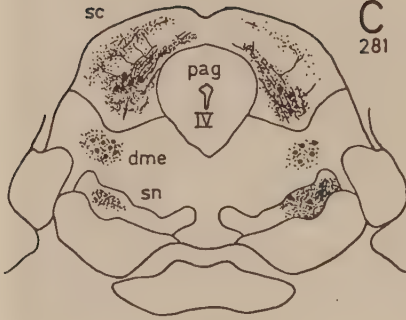
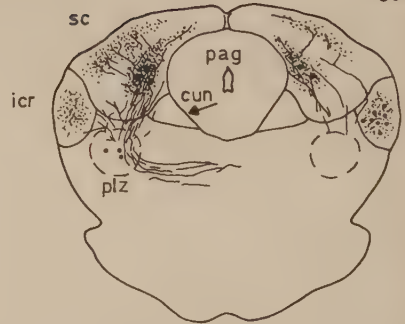
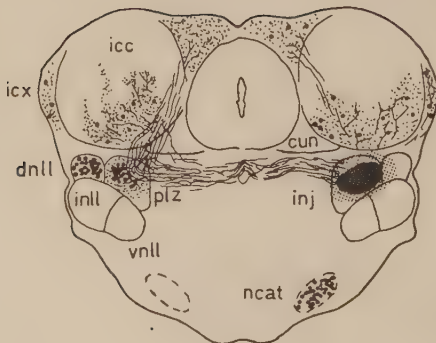
A
217B
237C
281D
305E
329

Abb. 28/1

1000 μ m

81

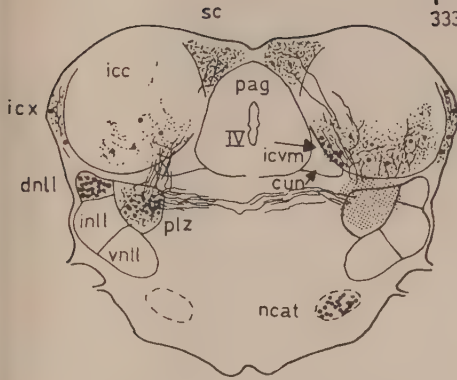
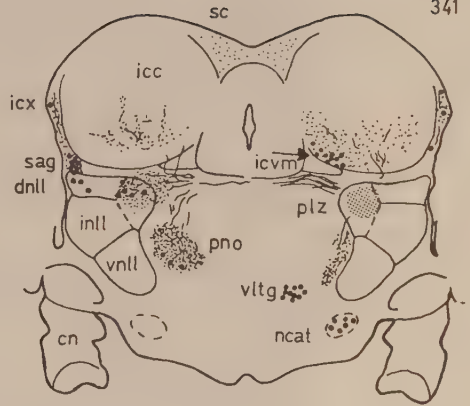
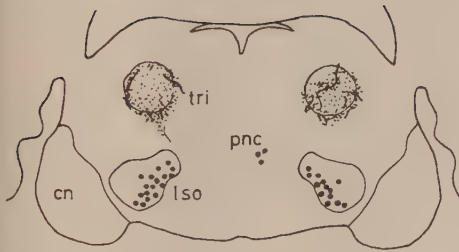
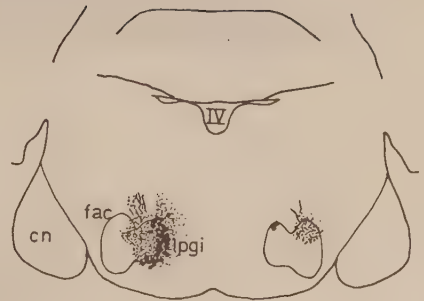
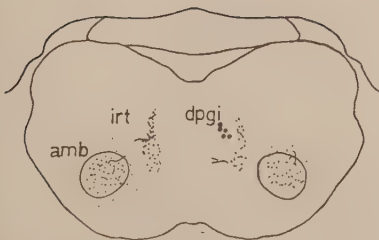
F
333G
341H
385I
401K
445

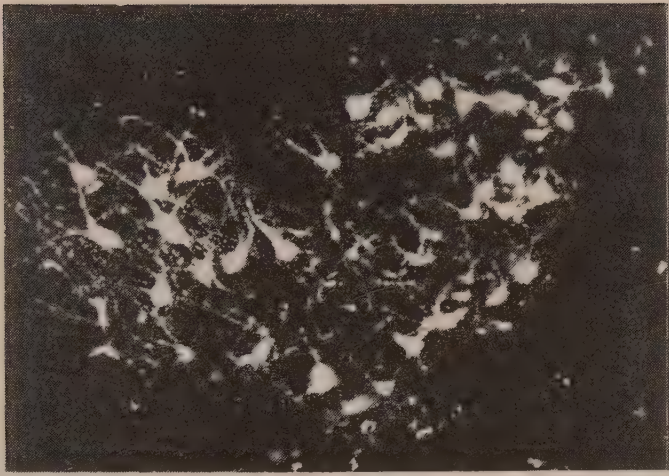
Abb. 28/2

1000µm

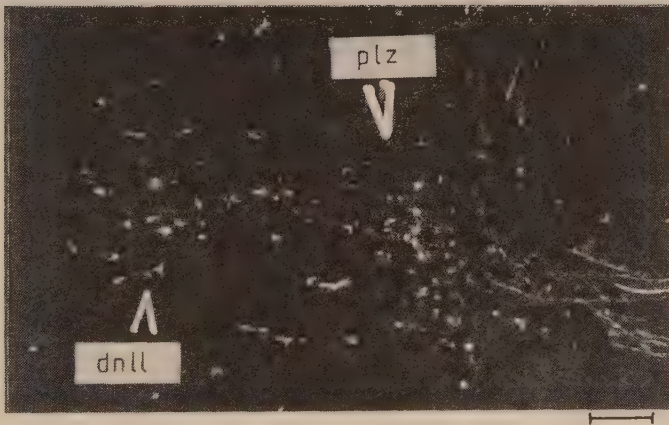
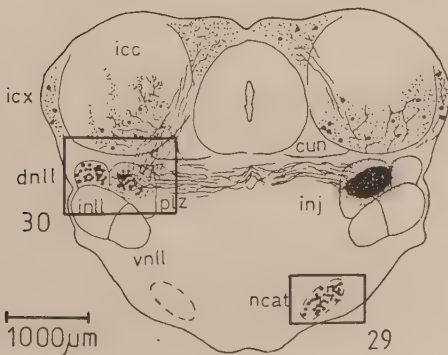
Abb.30 Bevorzugt retrograd markierte Zellen im contralateralen dorsalen Kern des Lateralen Lemniskus und retrograde und anterograde Markierungen in der contralateralen Paralemniskalen Zone. Deutlich zu erkennen sind auch die nach dorsal abbiegenden Fasern, die vor allem zum contralateralen Colliculus superior verlaufen. Balkenlänge 100µm.

Abb.29 Retrograd markierte Zellen im ipsilateralen Nucleus des zentralen auditorischen Traktes. Darstellung nach TMB-reaktion in polarisiertem Licht. Der Ausschnitt ist in der zeichnerischen Darstellung angegeben. Die Balkenlänge unten rechts beträgt 100µm.

29



30

E
329

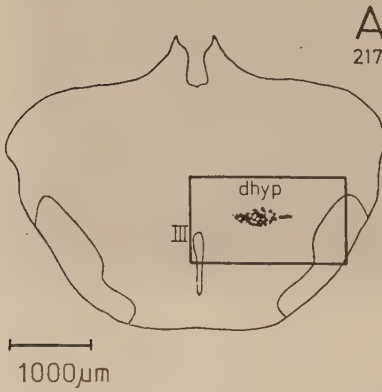
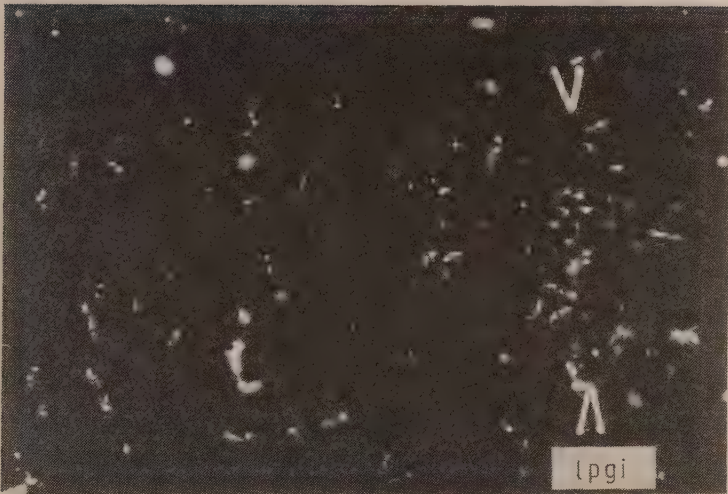


Abb.31 Vor allem retrograd markierte Zellen im dorsalen Hypothalamusbereich. Balkenlänge 100µm.



I
401

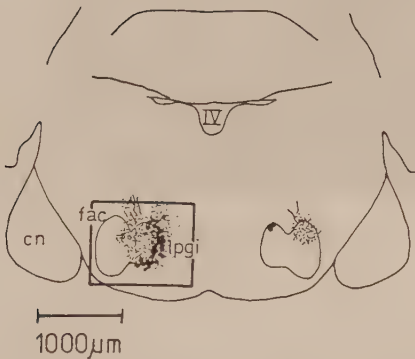


Abb.32 Unmittelbar medial an den N.facialis angrenzend finden sich retrograd markierte Zellen. Dieses Gebiet wird dem lateralen N.paragigantocellularis homologisiert. Balkenlänge 100um.

Abb.33 Anterograd markierte Terminalendigungen im medialen N.facialis und in der medial angrenzenden Formatio reticularis. a. Ansicht im polarisierten Licht b. Ansicht im "Halbdurchlicht". Balkenlänge 100um.

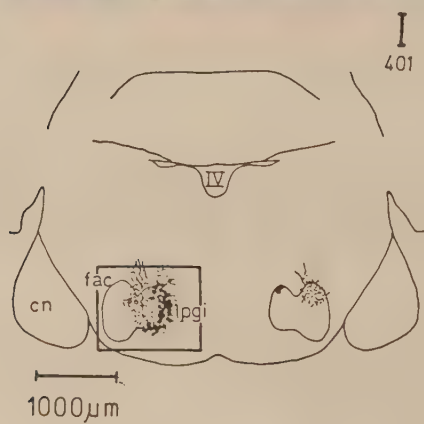
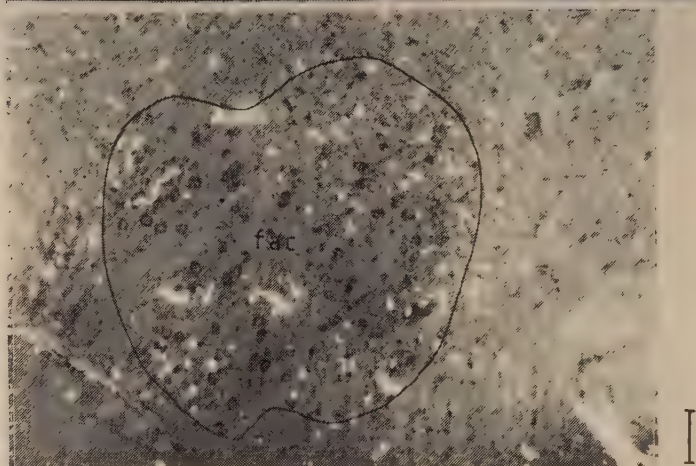
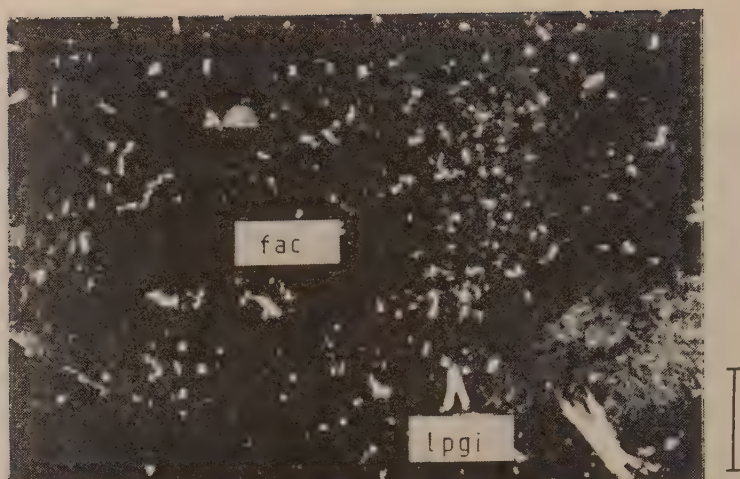


Abb. 33

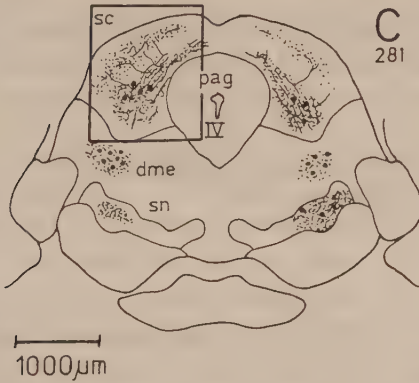
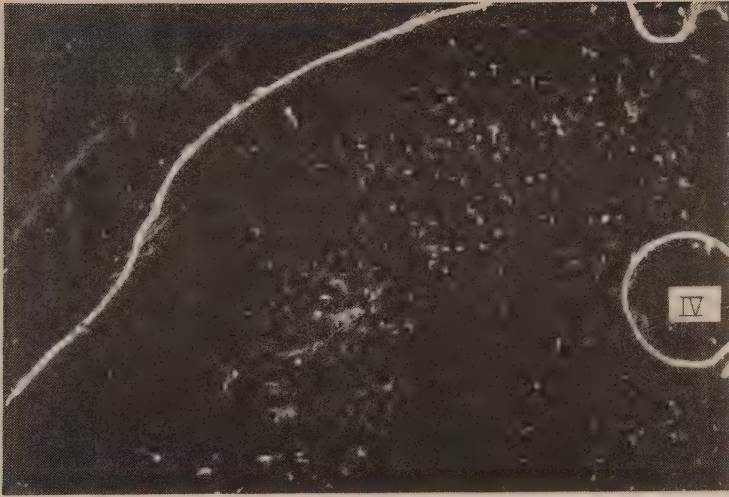


Abb.34 Markierungen im Superior Colliculus. Besonders die tiefen Schichten werden von Fasern innerviert. Beachte die stark divergente Aufspaltung. Balkenlänge 100um.

4.7. anatomische Verbindungen des Rostralpols des Inferior Colliculus (Injektion von Weizenkeim-gekoppelter Meerrettichperoxidase)

Zur Verifikation der oben beschriebenen Verbindungen der Paralemniskalen Zone mit dem Rostralpol des Colliculus inferior und zur Identifizierung weiterer möglicher Verbindungen zu vokalisationsinvolvierten Strukturen wurde eine Injektion von Weizenkeim-gekoppelter Meerrettichperoxidase in diesen Teil des Colliculus inferior gesetzt. Sie ist in Abb.3, 35 und Abb.36E wiedergegeben. Mit dieser Injektion sollte eine Übersicht über alle Verbindungen des gesamten rostralen Bereichs des Colliculus inferior erreicht werden. Daher wurde das Zentrum des Injektionsortes relativ weit caudal gesetzt und die räumliche Ausdehnung der Injektion groß gewählt (Durchmesser etwa 500 bis 600µm). Die Injektion überdeckt daher auch die extrem rostralen Bereiche des Rostralpols des Colliculus inferior (Atlanschnitt 305). Die Projektionsmuster sind wieder auf Frontalschnitte des Hirnatlasses von Rhinolophus rouxi gebracht und in Abb.36 zeichnerisch dargestellt.

Die wechselseitige Verbindung mit der Paralemniskalen Zone bestätigt sich, wie aus den retrograd markierten Zellen und den anterograd markierten Terminalendigungen ersichtlich ist (Abb.36G,H und 37).

4.7.1. Endgebiete retrograder Markierung (Eingänge zum Rostralpol des Colliculus inferior)

Retrograd markierte Zellen in auditorischen Verarbeitungszentren liegen im dorsalen Lateralen Lemniskuskern (dnll, Abb.36H,I), vom Zentralkern des Colliculus inferior (icc, Abb.36H,I), dem Nucleus des Zentralen auditorischen Traktes (ncat, Abb.36H) und der medialen Oberen Olive (mso, Abb.36K). Des weiteren finden sich einige wenige retrograd markierte Zellen im intermediären und ventralen Kern des Lateralen Lemniskuskerns (inll, vnll, Abb.36G, H, I) und der lateralen Oberen Olive (lso, Abb.36K). Außerdem sind retrograd markierte Neurone in der Schicht 5 des extrem dorsalen Cortexbereiches

lokalisiert (Abb.36A,B). Sie liegen dorsal des primären Hörccortex. Leider gingen die rostral zu Schnitt A gelegenen Schnitte verloren, so daß nichts über die weitere anteriore Ausdehnung dieses Eingangsgebietes ausgesagt werden kann.

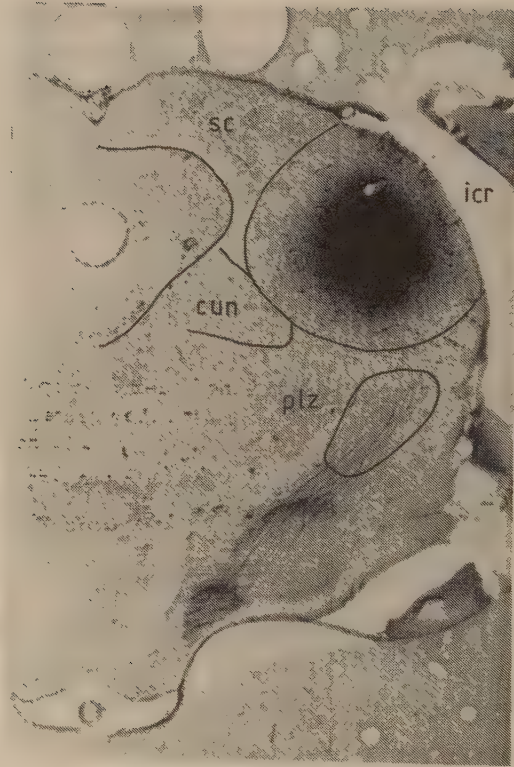
Deutliche Verbindungen zum Rostralpol des Colliculus inferior bestehen des weiteren vom Nc. cuneiformis (Abb.36G) und lateralen Hypothalamusregionen (lhyp, Abb.36D). Projektionen finden sich außerdem von derselben dorsalen Struktur des Hypothalamus, die auch zur Paralemniskalen Zone hin Verbindungen besitzt (dhyp, Abb.36C und 38; vergleiche Abb.28A und 31). Dasgleiche gilt auch für den ventromedialen Teil des ic (icvm, Abb.36H, I; vergleiche Abb.28F,G) und die laterale Substantia nigra (sn, Abb.36 C,D; vergleiche Abb.28C).

Überlappende Projektionen von der Paralemniskalen Zone und zum Rostralpol zeigen sich auch in den tiefen Schichten des Colliculus superior (sc). Diese weisen Verbindungen zum Rostralpol des Colliculus inferior auf (Abb.36F) und stellen gleichzeitig Eingangsgebiete von Projektionen aus der Paralemniskalen Zone dar (vergleiche Abb.28C,D und Abb.34).

4.7.2.Endgebiete anterograder Markierung (Ausgänge des Rostralpols des Colliculus inferior)

Bereiche des Zentralkerns des Colliculus inferior stellen die einzigen Gebiete von Terminalendigungen in Verarbeitungszentren der aufsteigenden Hörbahn dar (Abb.36H).

Anterograde Projektionen sind besonders stark ausgeprägt zu tiefen und mittleren Schichten des Colliculus superior (sc, Abb.36C,D,E) und zur Prätectalen Region (pa, Abb.36B,C und Abb.39) und zu Zwischenhirnbereichen dorsomedial des Medialen Kniekörpers (dmgb, Abb.36D,E und Abb.39). Zu allen diesen Strukturen projiziert auch die Paralemniskale Zone (zu dem Bereich dorso-medial des mgb vergleiche Abb.28B, zum sc vergleiche Abb.28B, C, D, E und zur pa vergleiche Abb.28B). Ebenso finden sich starke anterograde Markierungen in dorsalen Bereichen des Zentralen Höhlengraus (pag, Abb.36F,G und Abb.40), des dorsalen Anteils des ventromedialen Colliculus inferior (icvm, Abb.36H,I dorsal an die Bereiche retrograd



1000 μ m

d
l

Abb.35 Injektionsort von WGA-HRP in den rostralen Bereich des Inferior Colliculus in einem TMB reagierte Frontalschnitt (AV04). Beachte die räumliche Begrenzung des Injektionsortes auf den rostralen Bereich des Colliculus inferior trotz der sehr empfindlichen TMB-nachweisreaktion. Deutlich erkennbar sind die nach ventral abziehenden Fasern durch die Paralemniskale Zone.

Abb.36 Zeichnerische Darstellung der Projektionsmuster nach Injektion von WGA-HRP in den rostralen Bereich des Inferior Colliculus (AV04). A gibt den rostralsten und L den caudalsten Frontalschnitt wieder. Die Zahlenangaben beziehen sich auf die jeweils entsprechende Frontalschnittebene im Hirnatlas von Rhinolophus rouxi. Einzelheiten siehe Text.

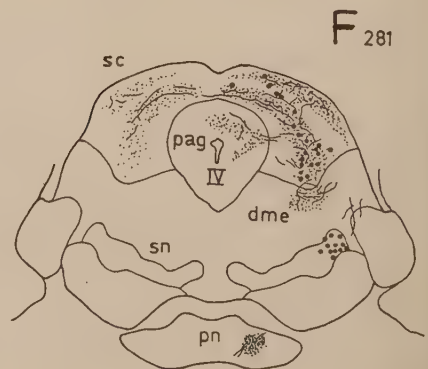
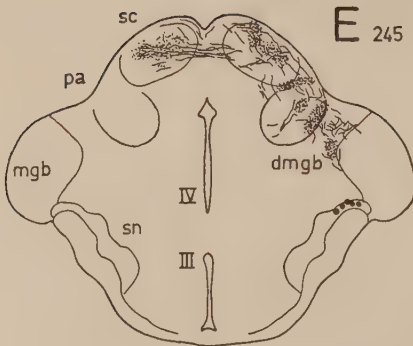
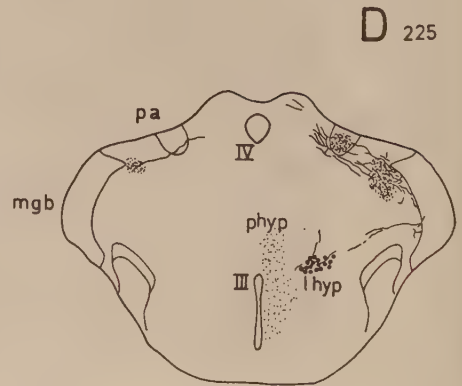
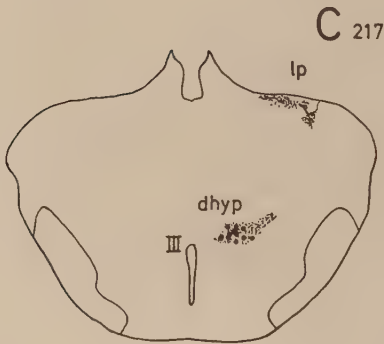
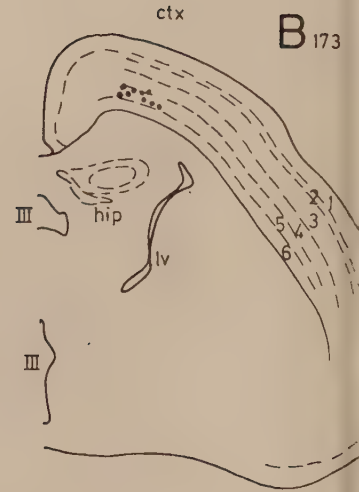
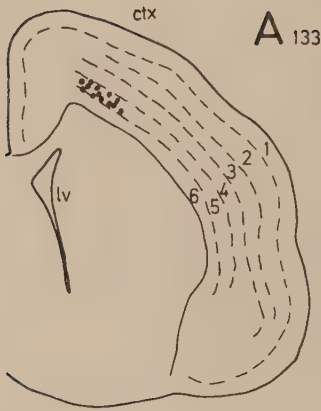
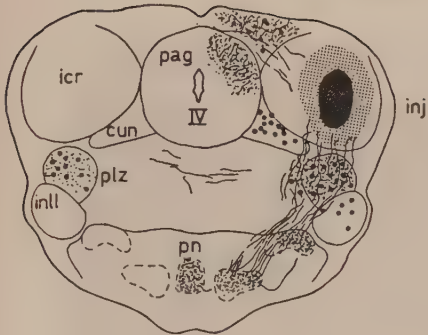


Abb. 36/1

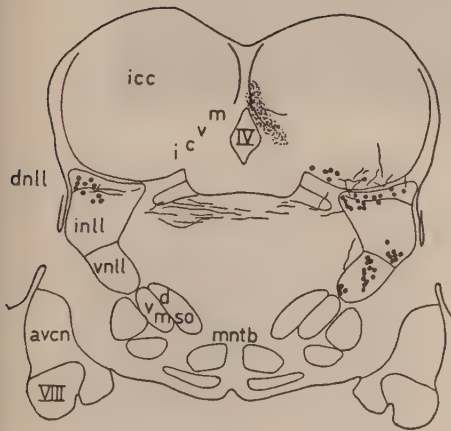
1000 μ m

sc

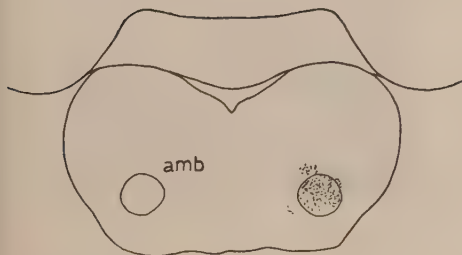
G 321



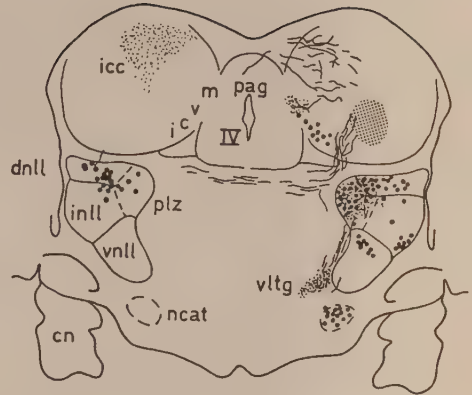
I 357



L 465



H 341



K 369

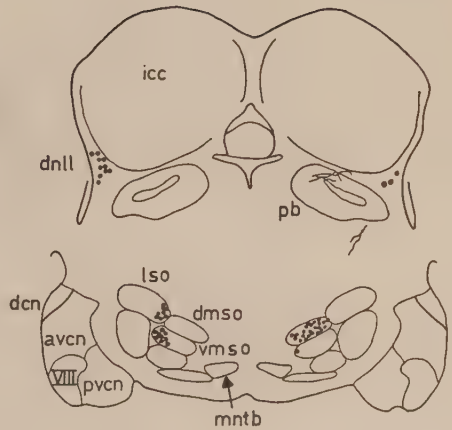
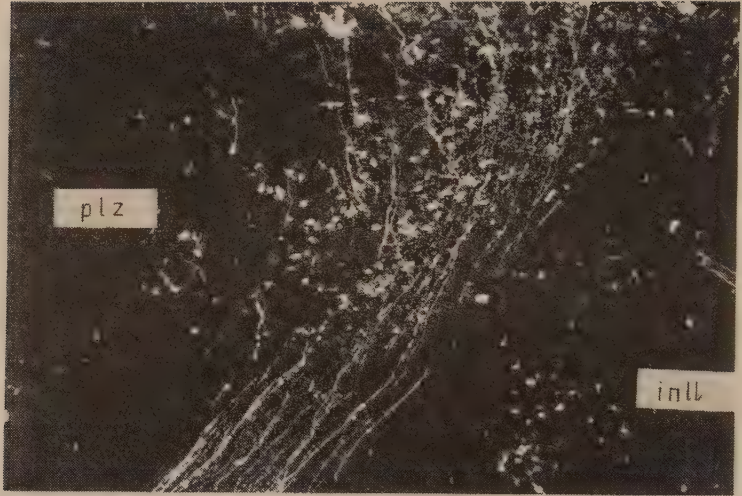
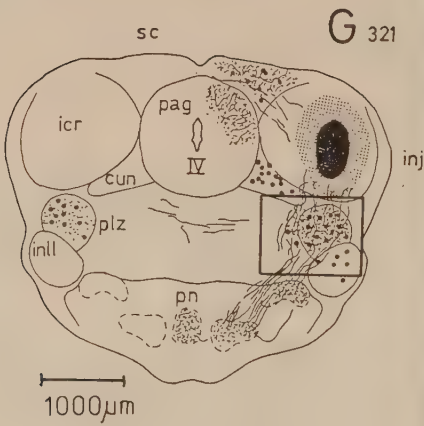


Abb. 36/2

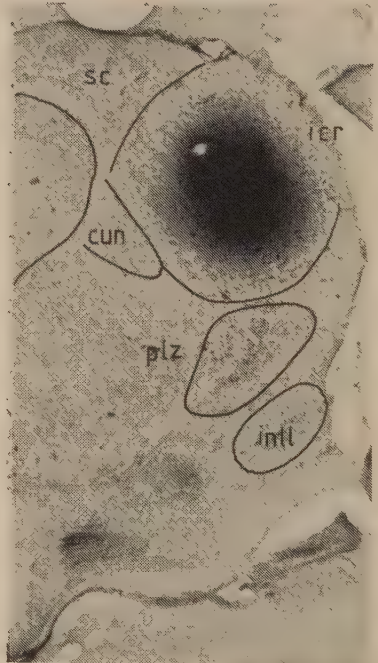
1000 μ m



(a)



G 321



(b)

Abb. 37

1000 μm

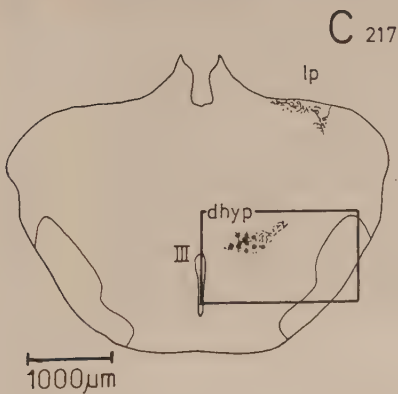
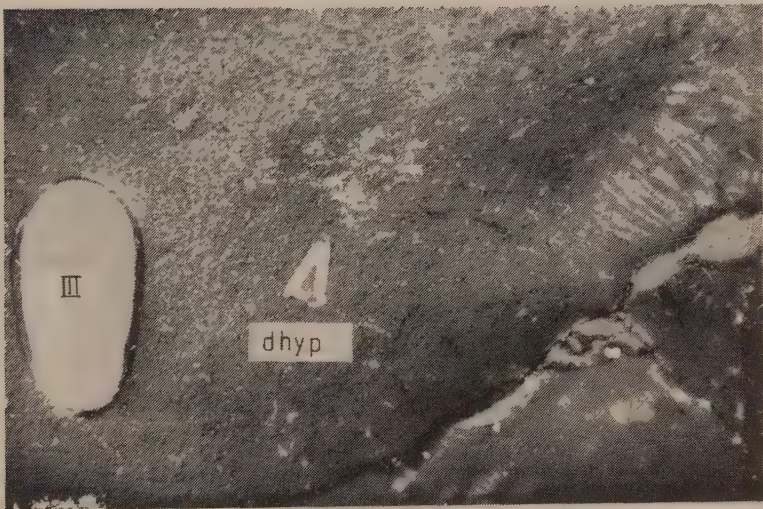


Abb.38 Anterograde und vor allem retrograde Markierungen im dorsalen Hypothalamusbereich. Dieser Bereich deckt sich weitgehend mit dem in Abb.31 gezeigten Projektionsgebiet nach Injektion in die Paralemniskale Zone. Balkenlänge 100µm.

Abb.37 a. Anterograde und retrograde Markierungen in der Paralemniskalen Zone. b. zeigt dasselbe Gebiet in der Übersicht und im Hellfeld. Beachte die Beschränkung des Injektionsortes auf den Bereich des Rostralpols des Colliculus inferior (TMB-reaktion). Balkenlänge 100µm.

Abb.39 Anterograde Projektionsgebiete in den Zwischenhirn-
bereich. a. nach TMB-reaktion im polarisierten Licht b.
nach DAB-reaktion im Durchlicht. Balkenlänge 100um.

Abb.40 Anterograd markierte Terminalendigungen und Faser-
verläufe im Bereich des dorsalen Periaquäduktalen Graus
(PAG). a. einziehende Fasern im rostraleren Bereich des PAG
b. Terminalendigungen im caudaleren Bereich des PAG.
Balkenlänge 100um.

Abb.41 Anterograde Markierungen im N.ambiguus. a. Dun-
kelfeld b. im Semihellfeld. Balkenlänge 100um.

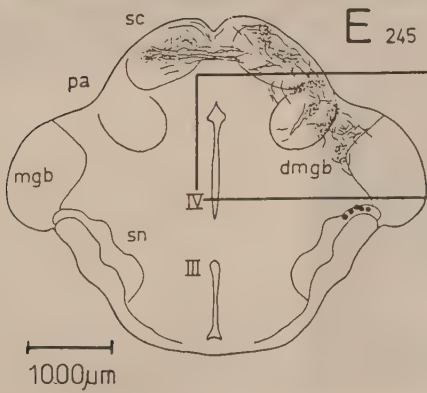
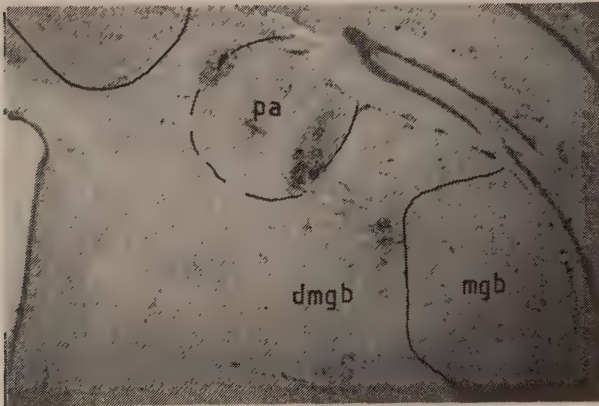
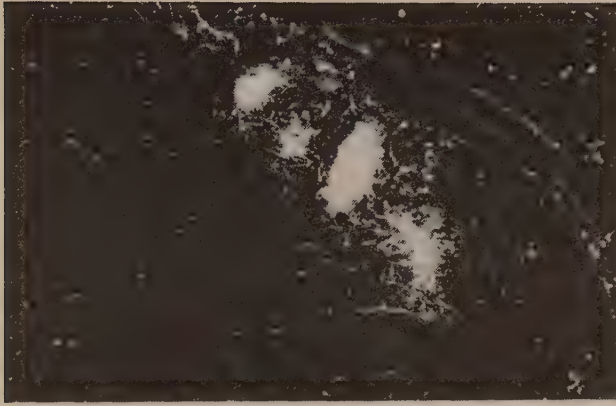
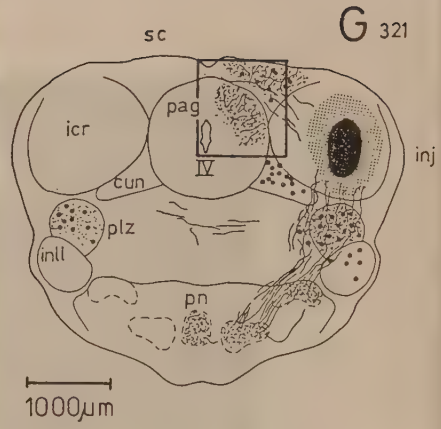
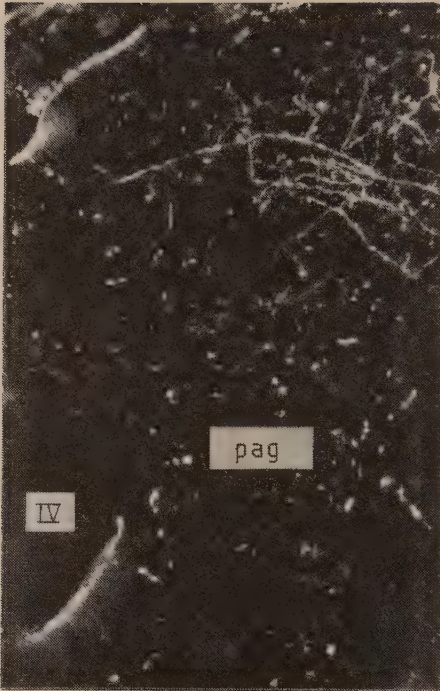
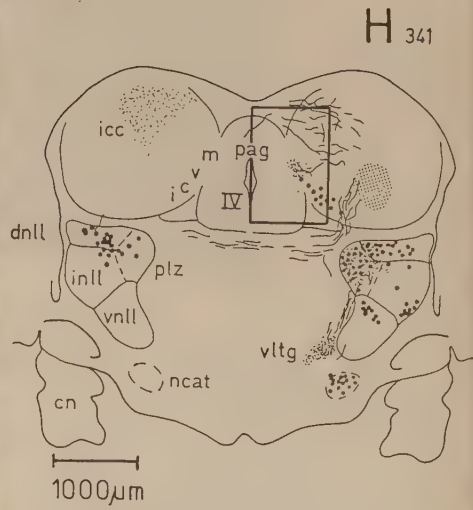
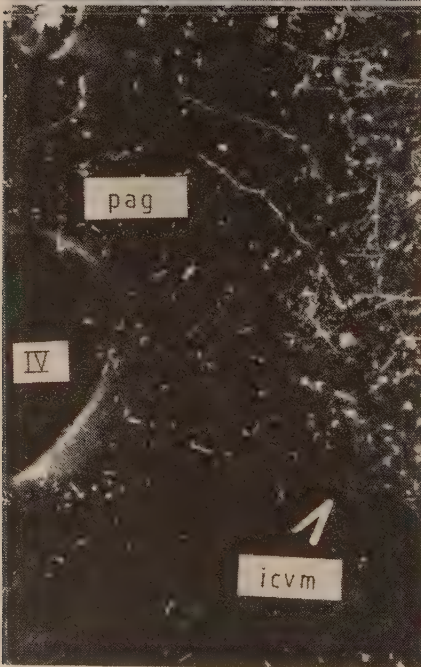


Abb. 39



I (a)



I (b) Abb. 40



L 465

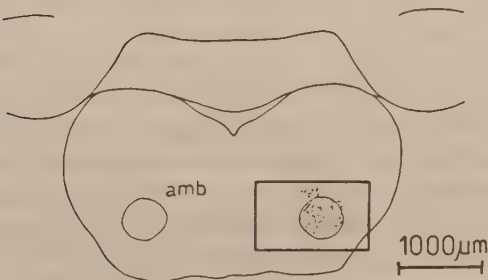


Abb. 41

markierter Zellen anschließend und Abb.40) und deutlich abgegrenzt in verschiedenen Arealen der Pons (pn, Abb.36F,G). Als einziger motorische Stammhirnkern ist der Nc. ambiguus markiert (amb, Abb. 36L und Abb.41).

Besonders die Projektionen zum Colliculus superior weisen eine sehr starke divergente Aufspaltung von den tiefen zu mittleren Schichten und innerhalb dieser Schichten auf.

Es finden sich keinerlei Projektionen zu cortikalen Strukturen und zum Nc. parabrachialis (pb, Abb.36K).

4.8. anatomische Verbindungen des dorsalen und intermediären Lateralen Lemniskuskernes (Injektion von Weizenkeimgekoppelter Meerrettichperoxidase)

Zur anatomischen Abgrenzung der Paralemniskalen Zone vom dorsalen und intermediären Kern des Lateralen Lemniskus und ebenso zur Verifikation der oben beschriebenen Verbindungen zwischen dem dorsalen Lateralen Lemniskus und der Paralemniskalen Zone wurden je eine Injektion von WGA-HRP in physiologisch von der Paralemniskalen Zone deutlich abgegrenzte aber lateral (dnll) oder caudal (inll) benachbarte Gebiete des dorsalen und intermediären Lateralen Lemniskuskerns gesetzt. Die Injektionsorte sind in Abb.3, Abb.42 und 46 gezeigt. Die Untersuchungen der jeweiligen Projektionsmustern unterstützen auch anatomisch die Abtrennung der Paralemniskalen Zone von den Kernen des Lateralen Lemniskus in der hier verwendeten Weise.

4.8.1.Verbindungen des dorsalen Lateralen Lemniskuskernes

Obwohl der Injektionsort direkt an die Paralemniskale Zone angrenzt, finden sich doch nur Verbindungen mit auditorisch involvierten Hirnstrukturen. Sie entsprechen denen des dorsalen Lateralen Lemniskuskernes (vergleiche Zook und Casseday 1982b, Glendenning et al. 1981, Brunso-Bechthold et al. 1981). Es finden sich deutlich retrograd markierte Neurone in den

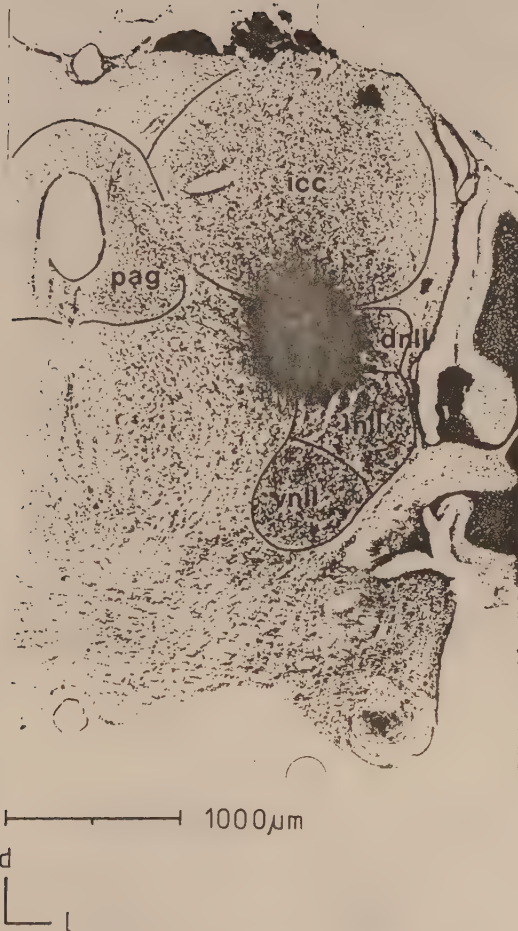


Abb.42 Injektionsort von WGA-HRP in den dorsalen Kern des Lateralen Lemniskus (AVSC1, DAB-reagierter Frontalschnitt).

Abb.43 Zeichnerische Darstellung der Projektionsmuster nach Injektion von WGA-HRP in den dorsalen Kern des Lateralen Lemniskus (AVSC1). A stellt den rostralsten Frontalschnitt dar. Die Zahlenangaben entsprechen den jeweiligen Frontalschnittebenen im Hirnatlas von Rhinolophus rouxi. Einzelheiten siehe Text.

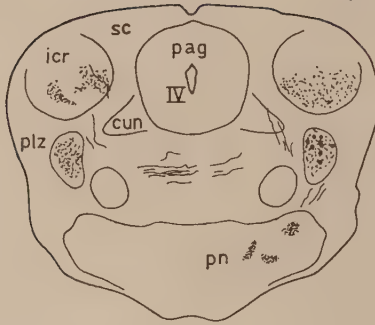
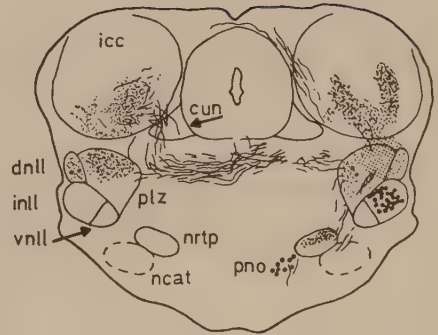
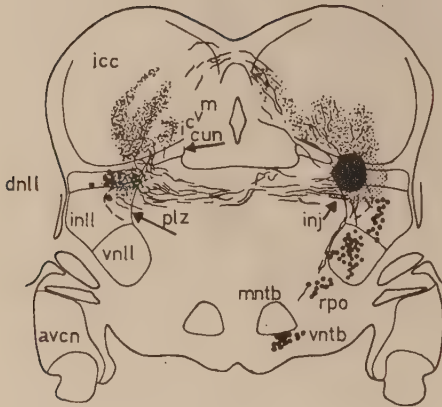
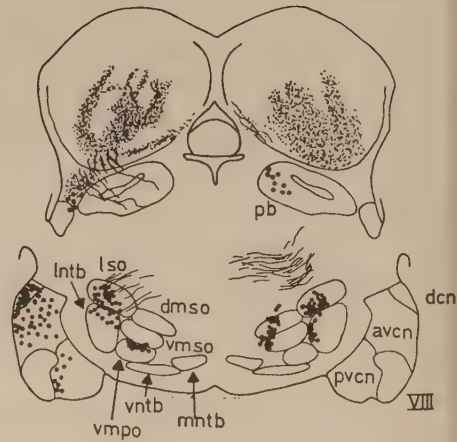
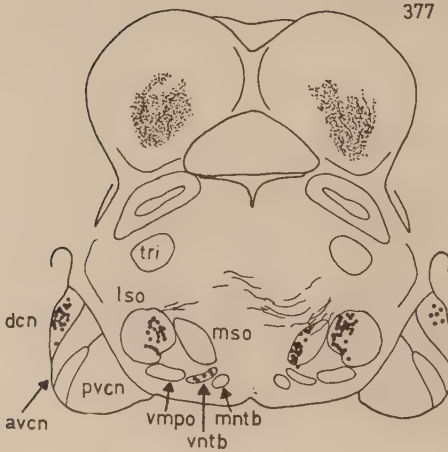
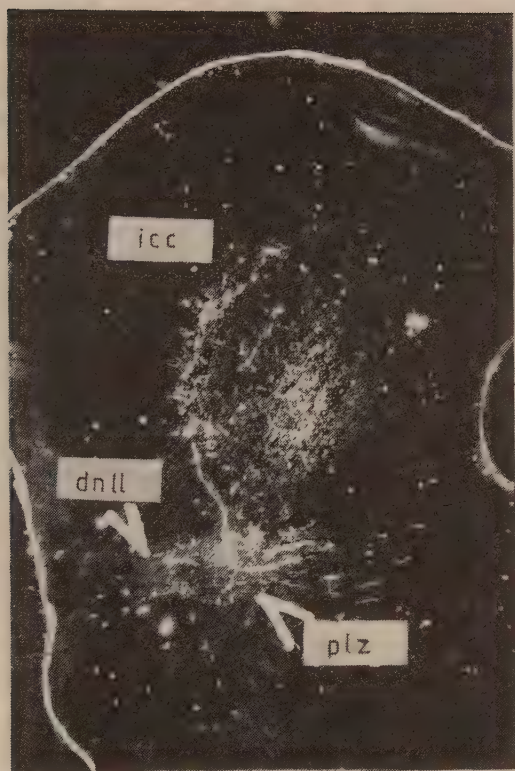
A
317B
325C
345D
369E
377

Abb. 43

1000 μ m



C
345

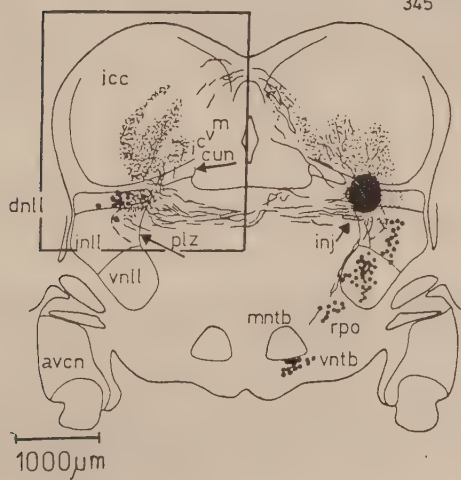
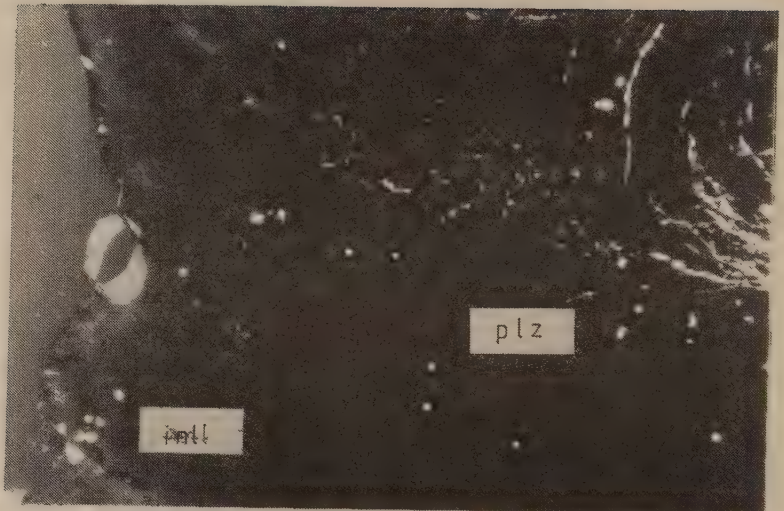


Abb. 44



B
325

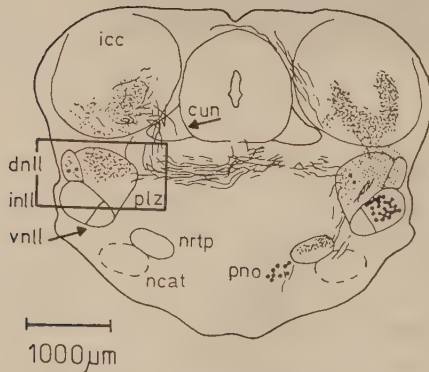


Abb.45 Anterograde Markierungen in der contralateralen Paralemniskalen Zone. Balkenlänge 100µm.

Abb.44 Anterograde Projektion zum contralateralen Zentral-kern des Colliculus inferior und abzweigende Fasern zum contralateralen dorsalen Lateralen Lemniskuskern. Balkenlänge 100µm.

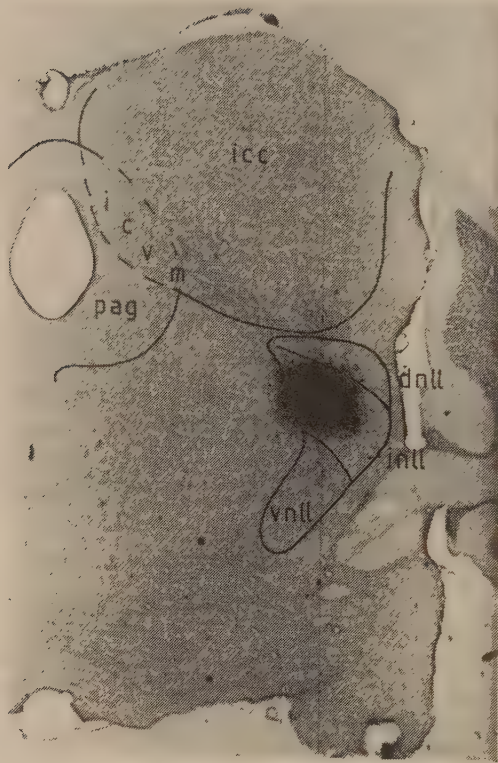
auditorischen Kernen des Stammhirnes wie dem intermediären und ventralen Lateralen Lemniskuskern (inll und vnll, Abb.43B,C), der lateralen und medialen Oberen Olive (lso und mso, Abb.43 D,E), dem ventromedialen Periolivären Kern (vmop, Abb.43D) und dem ventralen und lateralen Trapezkörper (vntb, Abb.43C,E und lntb, Abb.43D), nicht aber vom medialen Trapezkörperkern (mntb, Abb.43C,D,E). Weiterhin projizieren die Kerne des Cochleariskerns (vor allem der dorsale Cochleariskern, dcn, Abb. 43D,E) zum dorsalen Lateralen Lemniskuskern und ebenso sein contralaterales Gegenstück (Abb.43B,C und 44).

Abgehende Fasern ziehen zum Zentralkern des Colliculus inferior (icc, bilateral, Abb.43B,C,D,E und 44) und bilden dort vor allem contralateral laminaartige Terminalfelder aus. Terminalendigungen reichen rostral bis in den Rostralpol des ic (icr, Abb.43A), was die retrograde Markierung von Neuronen im dorsalen Lateralen Lemniskuskern nach Injektion in den Rostralpol des Colliculus inferior bestätigt (vergleiche Abb. 36H,I). Gleichfalls bestätigt wird die Verbindung zur Paralemniskalen Zone, denn anterograd markierte Faserendigungen finden sich in entsprechend abgegrenzten Gebieten (Abb.43A,B,C und 45; vergleiche Abb.28F,G).

Es finden sich im Unterschied zu Injektionen in die Paralemniskale Zone und den Rostralpol des Colliculus inferior keinerlei Markierungen im Colliculus superior (sc, Abb.43A), Nc. cuneiformis (cun) und dem Zentralen Höhlengrau (pag). Die retrograde Markierung weniger Neurone im Nc. parabrachialis ist höchstwahrscheinlich durch Diffusion des Tracers verursacht.

4.8.2.Verbindungen des intermediären Lateralen Lemniskuskernes

Obwohl diese Injektion nur durch einen geringen Abstand von der Paralemniskalen Zone getrennt ist (weniger als 200µm), weist das Projektionsmuster dennoch nur die "klassischen" Verbindungen des intermediären Lateralen Lemniskuskernes auf (vergleiche Zook und Casseday 1982b, Glendenning et al. 1981, Brunso-Bechthold et al. 1981).

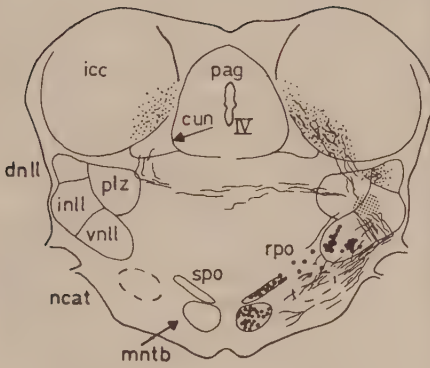
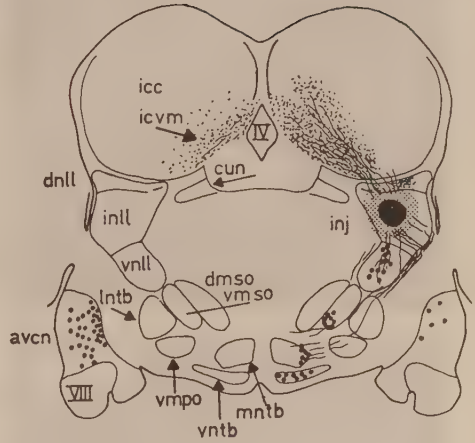
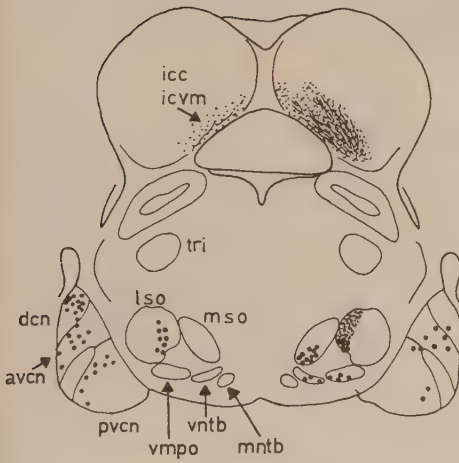
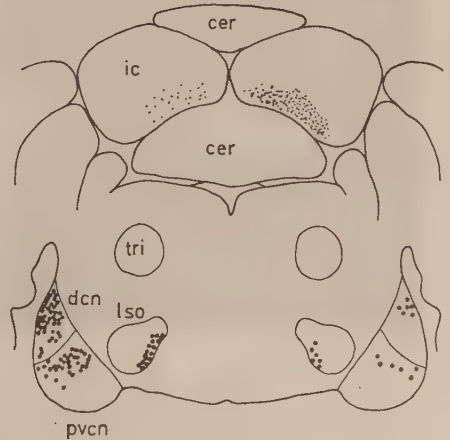


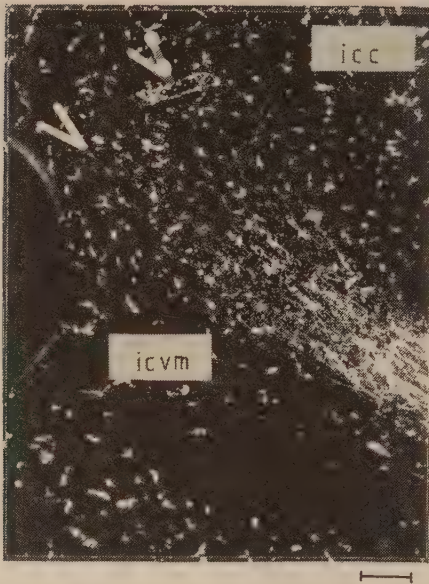
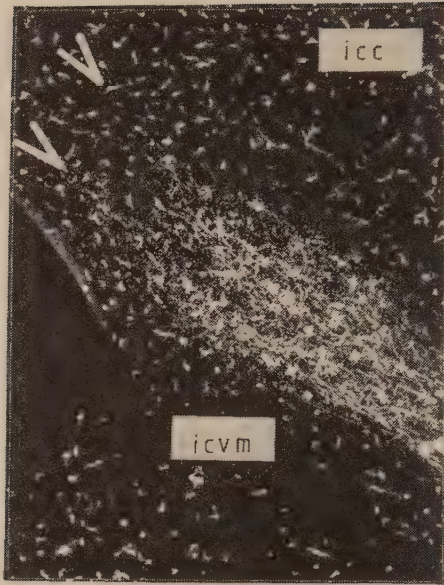
1000 μ m



Abb.46 Injektionsort von WGA-HRP in den intermediären Kern des Lateralen Lemniskus (DAB-reagierter Frontalschnitt, AV14).

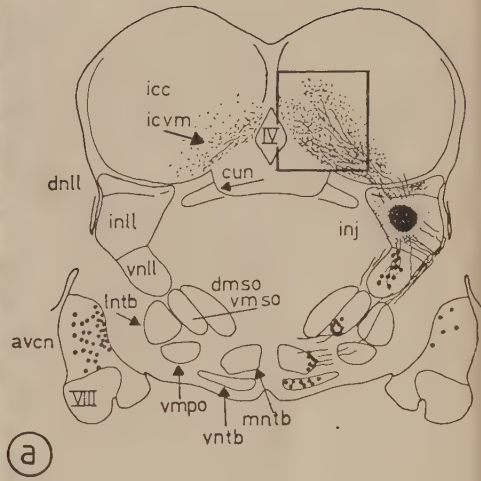
Abb.47 Zeichnerische Darstellung der Projektionsmuster nach Injektion in den intermediären Lateralen Lemniskuskern (AV14). A gibt den rostralsten Frontalschnitt wieder. Die Zahlenangaben geben die entsprechenden Schnittebenen im Hirnatlas wieder.

A
333B
357C
377D
3851000 μ m



1000μm

B
357



1000μm

C
377

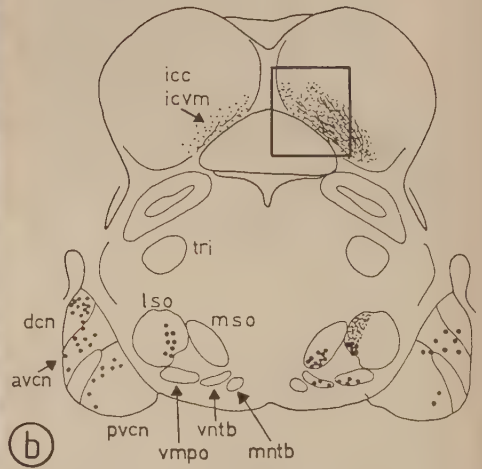


Abb.48 Anterograde Projektionen in den ventromedialen Bereich des Inferior Colliculus und seinen Zentralkern. Beachte die dichotome Aufspaltung der Projektionsgebiete. a. etwa 200um rostral als b. Balkenlänge 100um.

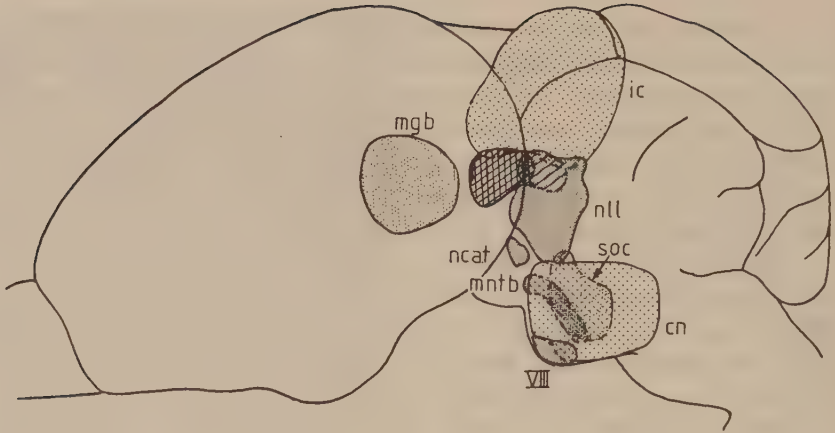
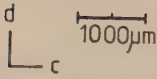
Ebenso wie der dorsale weist auch der intermediäre Laterale Lemniskuskern hauptsächlich Verbindungen zu auditorischen Verarbeitungsstrukturen auf. Seine Eingänge erhält er vom ventralen Lateralen Lemniskuskern (vnll, Abb.47A,B), von der lateralen und medialen Oberen Olive (lso und mso, Abb.47 B, C, D), dem Medialen Trapezkörperkern (mntb, Abb.47A,B) und von den Cochleariskernen (dcn, pvcn und avcn, Abb.47B,C,D).

Über abgehende Axone steht er mit dem Zentralkern des Colliculus inferior (icc, Abb.47B,C,D) und dem dorsalen Kern des Lateralen Lemniskus in Verbindung (Abb.47A). Außerdem finden sich Projektionen zum ventromedialen Teil des Colliculus inferior (icvm, Abb.47B,C und 48).

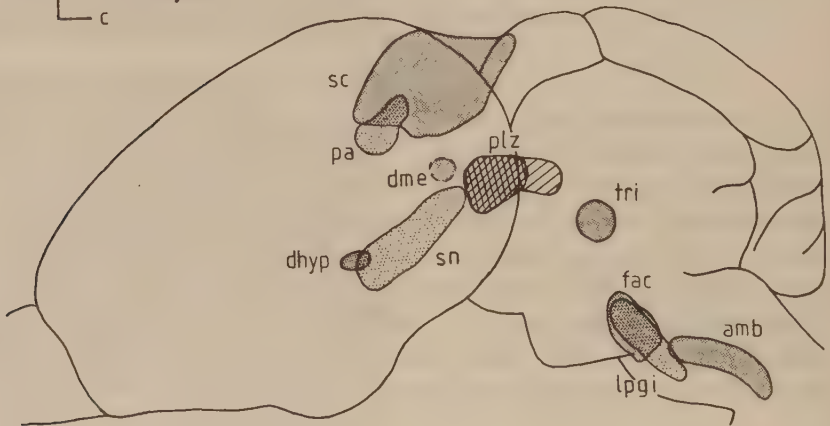
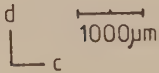
Die Paralemniskale Zone weist weder antero- noch retrograde Markierungen auf.

4.9. Lagebeziehung der Paralemniskalen Zone zu mit ihr in Verbindung stehenden Hirnstrukturen

Abschließend soll die Lagebeziehung der Paralemniskalen Zone zu Strukturen des Mittel- und Stammhirns in einer parasagittalen Rekonstruktion in Abb.49 wiedergegeben werden. In Abb.49a sind Kerne der auditorischen Verarbeitung und in 49b solche motorischer Funktionszusammenhänge dargestellt, mit denen die Paralemniskale Zone den oben geschilderten Verschaltungsstudien gemäß jeweils indirekt (medialer Nukleus des Trapezkörpers (mntb) und Cochleariskern (cn)) oder direkt (alle übrigen) in Verbindung steht.



(a)



(b)

Abb.49 Parasagittale Rekonstruktion und relative Lagebeziehung der Paralemniskalen Zone zu auditorischen Verarbeitungsstrukturen (a.) und motorisch und/oder multimodal eingebundenen Strukturen (b). Der histologisch abgrenzbare rostrale Bereich der Paralemniskalen Zone ist doppelt schraffiert. Beachte die relativ zu auditorischen Strukturen geringe Größe der motorischen Endkerne (N.trigeminus, N.facialis, N.ambiguus).

5. Diskussion

5.1. Homologisierung des als Paralemniskale Zone bezeichneten Gebietes mit Gebieten bei anderen Säugern

189 von 755 getesteten Einzelzellen wiesen Aktivitäten auf, die sich bei Vokalisation der Fledermaus in einem anderen Entladungsmuster äußerten als auf rückgespielte Vokalisation und akustisch nahezu identische Kunstreize (Abb.7). Diese als audio-vokal aktiv bezeichneten Neurone sind alle in einem Gebiet im dorsalen lateralen Tegmentum lokalisiert (Abb.5). Es liegt rostral und medial der Kerne des Lateralen Lemniskus und ventral des Colliculus inferior innerhalb des lemniskalen Faserbündels (Abb.6). Anhand der Durchmesser der Zellsomata und physiologischer Eigenschaften der Neurone läßt sich dieses Gebiet in einen rostralen und einen caudalen Bereich untergliedern. Im rostralen Teil, der sich in die Bereiche rostral der Kerne des Lateralen Lemniskus erstreckt, sind die Zellen etwas größer (Abb.6a-e) und es finden sich dort vor allem die audio-vokal aktiven Neurone der Typen 4 und 5 (Abb.23,24). Der caudale Teil befindet sich medial des dorsalen und intermediären Kerns des Lateralen Lemniskus. Hier sind die Durchmesser der Somata etwas kleiner (Abb.6f-h) und es sind vor allem Neurone der Typen 1, 2 und 3 lokalisiert (Abb.23,24).

Nach Injektion von Weizenkeim-gekoppelter Merrettichperoxidase (WGA-HRP) in den zentralen Teil dieses Gebietes ergaben sich unter anderem afferente Projektionen zum Colliculus superior, dem medialen Teil des Nc.facialis und der medial und caudal angrenzenden Formatio reticularis, sowie dem motorischen Nc.trigeminus und, schwach ausgeprägt, auch zum Nc.ambiguus (Abb.27 bis 34).

Eine Homologisierung dieses Gebietes mit entsprechenden Gebieten bei anderen Säugern ist schwierig.

Im Zusammenhang mit mikroelektrischen Reizexperimenten injizierten Schuller und Radtke-Schuller (1988) ebenfalls bei der Hufeisennase Rhinolophus rouxi Weizenkeim-gekoppelte Merrettichperoxidase in einen Teilbereich des Gebietes, in dem

die audio-vokal aktiven Neurone lokalisiert sind. Sie homologisieren diesen Bereich dem Nc.tegmentalis pedunculopontinus (ntpp). Afferente Projektionen führen von hier ebenfalls zum Colliculus superior und zur den Nc.facialis umgebenden Formatio reticularis, allerdings nicht in den Nc.facialis (vergleiche Diskussionsabschnitt 4.2). Auch erhalten sie keine direkten Projektionen zum motorischen Endkern der Vokalisationsansteuerung, dem Nc.ambiguus (vergleiche Diskussionsabschnitt 2.1.1).

Die Homologisierung mit dem Nc.tegmentalis pedunculopontinus (ntpp) (Schuller und Radtke-Schuller 1988) scheint den folgenden Umständen zufolge unwahrscheinlich:

- 1) die Lagebeziehung zu den umgebenden Strukturen des Mittelhirnes und Hirnstammes sind verschieden von denen, die typischerweise für den ntp angegeben werden. Dieser Kern liegt weiter medial als die Paralemniskale Zone (Andrežik und Beitz 1985, Paxinos und Butcher 1985; dort jeweils auch weitere Literaturhinweise).
- 2) die für den ntp kennzeichnenden afferenten und efferenten Projektionen aus und zu den Kernen der Basalganglien (vor allem Nc.entopeduncularis, Nc.subthalamicus; Heimer, Alheid und Zaborszky 1985) fehlen vollständig.
- 3) das hier als Paralemniskale Zone bezeichnete Gebiet ist im Gegensatz zum ntp nicht acetylcholinerg (Paxinos und Butcher 1985), wie bei einem Vergleich der entsprechenden Gebiete in einer histochemischen Schnittserie von M. Vater ersichtlich wird. Ein stark acetylcholinerges Gebiet (wahrscheinlich der ntp) liegt medialer.

Eine Homologisierung mit einem Teil des dorsalen Lateralen Lemniskuskernes, wie bei den Arbeiten von Covey et al. (1987) bei der Fledermaus Pteronotus parnellii und Zhang et al. (1987) bei der Fledermausart Eptesicus fuscus, sowie bei Kudo (1981) für die Ratte beschrieben, scheint vor allem aus folgenden Gründen unwahrscheinlich zu sein:

- 1) obwohl die akustischen Bestfrequenzen der Neurone, die allesamt oberhalb der Ruhefrequenz der Fledermäuse liegen (Abb.9), sehr gut in die tonotope Verteilung des dorsalen Lateralen Lemniskuskernes hineinpassen (hohe Bestfrequenzen sind dort medial angeordnet, Metzner und Radtke-Schuller

1987), stellt die spezifische Aktivität während der Vokalisation und bei zeitlicher Ankoppelung eines akustischen Reizes an die Lautäußerung der Tiere ein wesentliches zusätzliches Merkmal dar, das auch eine nomenklatorische Abtrennung der entsprechenden Hirnstruktur erfordert.

2) Dieses zusätzliche physiologische Merkmal spiegelt sich in den anatomischen Projektionsmustern wieder. Es treten Verbindungen zu Kerngebieten auf, die völlig außerhalb der klassischen Hörbahn liegen und eher motorischen Funktionskreisen zugeordnet werden. So senden diese Neurone Axone beispielsweise zum Colliculus superior, zum medialen Nc. facialis und zur Formatio Reticularis um den Nc. facialis (Abb.28, 32 und 33). Außerdem erhalten sie massive Eingänge aus einem zweiten aufsteigenden auditorischen System, dem sogenannten Zentralen Auditorischen Trakt (Abb.28 und 29), der wahrscheinlich in Zusammenhang mit der schnellen Übermittlung auditorischer Information in motorische Zentren steht (Kobler et al. 1987).

Paxinos und Watson (1986) und Andrezik und Beitz (1985, vergleiche auch die Diskussion dort) beschreiben bei der Ratte ein Gebiet, das sich rostral vom Retrorubalen Nucleus bis caudal auf Höhe des dorsalen Kerns des Lateralen Lemniskus erstreckt. Es besteht aus kleinen und zu lokalen Ansammlungen vereinigten Zellen mittlerer Größe. Die Zellen liegen in Strängen medial des Lateralen Lemniskus und sind teilweise in seine Faserbündel eingebettet (Andrezik und Beitz 1985). Dieses Gebiet homologisieren sie der von Henkel und Edwards (1978) bei der Katze beschriebenen Paralemniskalen Zone. Sie stellt Henkel und Edwards zufolge dasjenige Gebiet dar, das nach Injektion des anterograden Tracers Tritium-markiertes Leucin in den Colliculus superior Terminalendigungen aufweist und in dem sich nach Injektion von Merrettichperoxidase in den medialen Nc. facialis retrograd markierte Zellen finden. Auch Panneton und Martin (1979 und 1983) fanden beim Opossum Verbindungen zwischen diesem als Paralemniskale Zone bezeichneten Gebiet und dem medialen Nc. facialis. Bei der Ratte beschrieben Travers und Norgren (1983) afferente Verbindungen des medialen Nc. facialis, die ebenfalls dieser Paralemniskalen Zone entspringen. Beim Kontrollexperiment, der Injektion von HRP in die medial direkt an den Nc. facialis angrenzende

Formatio reticularis, fanden sie keine retrograd markierten Neurone in der Paralemniskalen Zone.

Paxinos und Watson (1986), Andrezik und Beitz (1985) und Martin et al. (1985) subsummieren unter dem Begriff der Paralemniskalen Zone der Ratte auch noch weiter caudal angrenzende Gebiete, die sich von Höhe des dorsalen Lateralen Lemniskuskernes posterior bis zum oralen Pol des motorischen Nc.trigeminus erstrecken. Bei der Ratte ist dieser caudale Teil der Paralemniskalen Zone etwas zellärmer und die Anordnung in Strängen parallel der Kerne des Lateralen Lemniskus weniger deutlich ausgeprägt als im rostralen Bereich (Andrezik und Beitz 1985).

Efferente Verbindungen aus einem wahrscheinlich ebenfalls der Paralemniskalen Zone entsprechenden Gebiet (Martin et al. 1985) zum Nc.trigeminus beschreiben Vernov und Sutin (1983) bei der Ratte.

Die oben geschilderte Lagebeziehung des als Paralemniskale Zone bezeichneten Gebietes bei der Ratte (Paxinos und Watson 1986, Andrezik und Beitz 1985) und die Verschaltungsmuster dieses Gebietes bei der Katze (Henkel und Edwards 1978), der Ratte (Martin et al. 1985, Travers und Norgren 1983, Vernov und Sutin 1983) und dem Opossum (Panneton und Martin 1979, 1983) legen eine Homologisierung zu jenem Gebiet im dorsalen lateralen Tegmentum der Hufeisennase nahe, in dem die audio-vokal aktiven Neurone lokalisiert sind. Der Homologisierung dieses Gebietes mit der Paralemniskalen Zone soll in dieser Arbeit gefolgt werden.

Die Vielzahl unterschiedlicher Aktivitätsmuster der audio-vokal aktiven Neurone der Paralemniskalen Zone (Abb.7) und die anatomischen Verbindungen zu Strukturen unterschiedlicher Funktionskreise (wie z.B. Colliculus superior, medialer Nc. facialis, dem Nc.facialis medial und caudal benachbarte Formatio reticularis, Nc.trigeminus und eventuell auch Nc.ambiguus; Abb.28 bis 34) lassen eine Einbindung in verschiedene Funktionszusammenhänge vermuten. Die räumliche Aufteilung der verschiedenen Typen audio-vokal aktiver Neurone (Abb.23,24) und die inhomogene, räumlich unterschiedliche Verteilung von

größeren und kleineren Zellen (Abb.6) auf unterschiedliche Bereiche der Paralemniskalen Zone, sowie Unterschiede in den Projektionsmustern nach Injektion von WGA-HRP in die Paralemniskale Zone (Schuller und Radtke-Schuller 1988, eigene Ergebnisse, Abb.27 bis 34) legen den Schluß nahe, daß diese unterschiedlichen Funktionszusammenhänge über unterschiedliche Bereiche der Paralemniskalen Zone hergestellt werden könnten.

Sie stellt folglich anatomisch wie funktionell wahrscheinlich keine völlig homogene Struktur dar.

Im folgenden sollen die verschiedenen möglichen Funktionszusammenhänge diskutiert werden.

5.2. Die Paralemniskale Zone und eine Einbindung in die Vokalisationsansteuerung

5.2.1. Hinweise aus anatomischen Untersuchungen

Ein direkter funktioneller Zusammenhang der Neurone der Paralemniskalen Zone mit der direkten Vokalisationsansteuerung ergibt sich aus den oben geschilderten Verschaltungsmustern nach der lokalen Injektion von Weizenkeim-gekoppelter Meerretichperoxidase (WGA-HRP) in dieses Gebiet.

5.2.1.1. Verbindungen zur Vokalisationsmotorik

Es lassen sich mehrere Verbindungen zum motorischen Endkern der Vokalisationsansteuerung, dem Nc.ambiguus herstellen, die in Abb.51 schematisch zusammengefaßt sind.

Eine schwache Projektion verläuft direkt von der Paralemniskalen Zone zum Nc.ambiguus und der ihn umgebenden Formatio reticularis (Abb.28). Nach Injektion in den Nc.ambiguus bei der auch hier verwendeten Roux'schen Hufeisennase durch Rüb-samen (1983) finden sich allerdings nur wenige retrograd markierte Neurone in einem vielleicht dem extrem rostralen Teil der Paralemniskalen Zone entsprechenden Bereich. Thoms

(1988), die vergleichbare Injektionen in den Nc.ambiguus beim Totenkopffaffen Saimiri sciureus vorgenommen hat, beschreibt retrograd markierte Zellen in einem Gebiet, das eine der Paralemniskalen Zone entsprechende Lage im dorsalen lateralen Tegmentum aufweist. Schuller und Radtke-Schuller (1988) erhalten allerdings nach Injektion in die Paralemniskale Zone keine Verbindung zum Nc.ambiguus. Sie verwendeten einen doppelt so hohen Stromfluß und entsprechend kürzere Applikationszeiten wie im hier aufgeführten Experiment (1µA pro min gegenüber 0,5µA pro min). Zwar fehlen systematische Untersuchungen dazu, doch ist eigenen Beobachtungen und Erfahrungen anderer Experimentatoren zufolge (Casseday und Covey, Vater, beide pers. Mitt.) der anterograde Transport bei geringeren Stromflüssen und entsprechend längerer Applikationszeit besonders über lange Distanzen besser. Das könnte eine Ursache für diesen Unterschied darstellen. Falls die Verbindungen zum motorischen Endkern der Vokalisationsansteuerung durch Traceraufnahme über an der Paralemniskalen Zone vorbeilaufende Fasern zustande gekommen wäre, sollten retrograd markierte Zellen in Strukturen zu erkennen sein, die bekanntermaßen zum Nc.ambiguus projizieren. Hierfür kämen das Periaquäduktale Grau, der Nc.cuneiformis (bei Rhinolophus rouxi: Rübsamen und Schweizer 1986, Schuller und Radtke-Schuller 1988, bei Saimiri sciureus: Thoms 1988), der Colliculus superior (Rübsamen und Schweizer 1986 (R. rouxi), Thoms 1988 (S.sciureus)) und der Rostralpol des Colliculus inferior (eigenes Experiment (R.rouxi), siehe Diskussion unten) in Frage. Im Periaquäduktalen Grau und Nc. cuneiformis finden sich aber bei den hier vorgestellten Projektionsmustern nach Injektion in die Paralemniskale Zone keinerlei Markierungen, obwohl die Distanz zum Injektionsort wesentlich kürzer ist als die von der Paralemniskalen Zone zum Nc.ambiguus. Injektionen von WGA-HRP in den Colliculus superior von R.rouxi sowohl durch Schuller und Radtke-Schuller (1988) als auch durch Reimer (pers. Mitt.) fanden sich keinerlei anterograde Markierungen im Nc.ambiguus. Auch Travers und Norgreen (1983) beschreiben keinerlei retrograd markierte Neurone im Colliculus superior der Ratte nach Injektion von HRP in den Nc.ambiguus. Eine Aufnahme des Tracers durch vorbeilaufende Fasern wäre durch die efferente Verbindung des Rostralpols des Colliculus inferior mit dem Nc.ambiguus mög-



Abb.50 Histochemische Nachweisreaktion auf den hemmenden Transmitter GABA (dunkle Färbung). Beachte die starke Reaktion der Neurone der Paralemniskalen Zone. Auch Terminalendigungen sind gefärbt. Dieser Frontalschnitt wurde dankenswerterweise von Marianne Vater zur Verfügung gestellt.

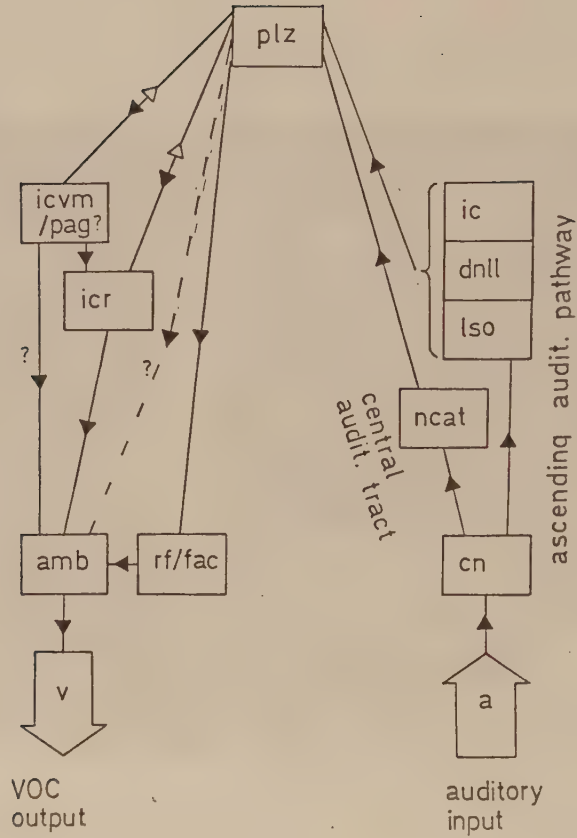


Abb.51 Mögliche Querverbindungen zwischen dem auditorischen System und vokalisationsinvolvierten Strukturen über die Paralemmiskale Zone. Einzelheiten siehe Text.

lich (Abb.36G,L). Der genaue Weg dieser Fasern ist zwar nicht bekannt, doch verläuft ein dickes efferentes Faserbündel durch die Paralemniskale Zone zu Kernen der Pons (Abb.36G, 37). Vielleicht beinhaltet es auch die zum Nc.ambiguus ziehenden Fasern.

Indirekte Verbindungen zum motorischen Endkern, dem Nc. ambiguus, sind wesentlich stärker ausgeprägt. Sie laufen über die den Nc.facialis umgebende *Formatio reticularis* (Abb.28I, 51) und den Zentralkern des *Colliculus inferior* umgebende Strukturen, wie den rostralen und ventromedialen Bereich (Abb.28, 36 und 51).

Die weiterführenden Verbindungen von der den Nc.facialis direkt umgebenden *Formatio reticularis* zum Nc. ambiguus sind durch die HRP-Injektionen in den Nc.ambiguus von Hufeisennasen durch Rübsamen (1983) und Rübsamen und Schweizer (1986) gezeigt worden. Desgleichen finden sich dort auch Projektionen vom *Colliculus superior* und den den Zentralkern des *Colliculus inferior* umgebenden Strukturen.

Die Verbindung vom rostralen Bereich des *Colliculus inferior* zum Nc.ambiguus ergibt sich aus den geschilderten eigenen Experimenten (Abb.35 bis 41). Nach Injektion von WGA-HRP in den rostralen Bereich des *Colliculus inferior* (Abb.35) ergaben sich efferente Projektionen zum Nc.ambiguus (Abb.36, 41). Direkt ventral des *Colliculus inferior* verlaufende Fasern aus dem Nc.cuneiformis in den Nc.ambiguus (Schuller und Radtke-Schuller 1988) sind von dieser Injektion nicht betroffen. Der Injektionsort beschränkt sich selbst in der sehr empfindlichen Nachweisreaktion mit TMB (Mesulam 1978) auf den Bereich des rostralen *Colliculus inferior* (Abb.35,37). Aus demselben Grund sind auch die wenigen retrograd markierten Neurone im Nc.cuneiformis (Abb.36G) nicht durch Traceraufnahme über die zum Nc.ambiguus am *Colliculus inferior* vorbeilaufenden Fasern zu erklären. Den Projektionsstudien von Thoms (1988) zufolge gibt es auch beim Totenkopffaffen entsprechende Verbindungen zwischen den beschriebenen Strukturen.

Verbindungen zum Nc.ambiguus über den ventromedialen Bereich des *Colliculus inferior* legen die räumliche Nähe und die zum Teil nicht mögliche Abgrenzbarkeit dieser Struktur gegenüber lateralen Bereichen des Periaquäduktalen Graus nahe (vergleiche Abb.6g-k). Rübsamen (1983) und Rübsamen und Schweizer

(1983) zeigen retrograd markierte Neurone nach HRP-Injektion in den Nc.ambiguus in diesen Bereichen. Jürgens und seine Mitarbeiter beschreiben auch beim Totenkopffaffen Verbindungen der lateralen Teile des Periaquäduktalen Graus zum motorischen Endkern der Vokalisationsansteuerung, dem Nc.ambiguus (Jürgens 1979, Jürgens und Pratt 1979, Jürgens und Ploog 1981, Jürgens und Kirzinger 1985, Kirzinger und Jürgens 1985, Thoms 1988).

Eine Involvierung des als Paralemniskale Zone bezeichneten Gebietes in die Vokalisationsansteuerung über Strukturen, die mit der Kontrolle der Atmung in Zusammenhang stehen, wie dem Nc.parabrachialis, finden sich nicht (Abb.28).

5.2.1.2. Eingänge aus übergeordneten vokalisationsinvolvierten Strukturen

Eingänge aus vokalisationsinvolvierten Strukturen erhält die Paralemniskale Zone möglicherweise aus dem Hypothalamusbereich und aus den den Colliculus inferior umgebenden Strukturen (Abb.28, 31). Diese Verbindungen legen Projektionsstadien bei Primaten nahe, die von Jürgens und seinen Mitarbeitern und von Müller-Preuss am Totenkopffaffen vorgenommen worden sind (Jürgens 1976, Jürgens und Pratt 1979, Jürgens 1982, Kirzinger und Jürgens 1982, Müller-Preuss 1988). Sie fanden beispielsweise direkte Verbindungen des anterioren limbischen Cortex, der wohl die "oberste" vokalisationssteuernde Stellung einnimmt, mit dem Periaquäduktalen Grau und nahe angrenzenden tegmental Strukturen wie dem Nc.cuneiformis. Der diesem Höhlengrau-Gebiet in seiner rostrocaudalen Lage entsprechende Bereich des Zentralen Höhlengraus bei Hufeisennasen läßt sich nun aber gerade dort sehr schwer von dem medial an den Zentralkern des Colliculus inferior angrenzenden Teil (icvm) abgrenzen (vergleiche Abb.6g-k). Zumindest histologisch bezüglich des Zellbildes scheinen diese Gebiete also in enger Beziehung stehen zu können. Eine weitere Verbindung höherstehender vokalisationsinvolvierter Zentren ist möglicherweise über den Nc.cuneiformis gegeben. Er projiziert zum Rostralpol des Colliculus inferior (Abb.36G) und dieser wiederum zur

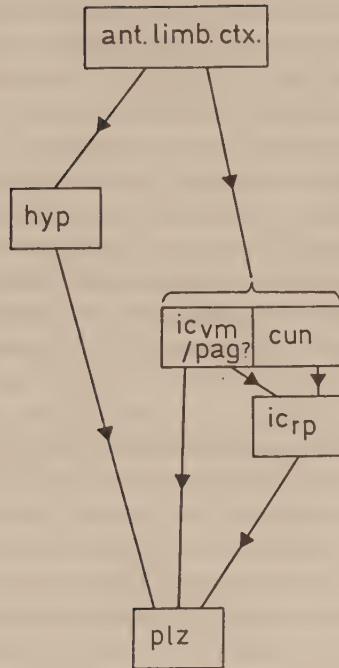


Abb.52 Zusammenfassung derjenigen Strukturen, die Vokalisationseingänge zur Paralemniskalen Zone darstellen könnten. Die Projektionen vom anterioren limbischen Cortex sind der Literatur entnommen, die übrigen ergeben sich aus den oben geschilderten Projektionsmustern. Einzelheiten siehe Text.

Paralemniskalen Zone (Abb.28D, 36G,H). In dem hier angeführten

Experiment der Tracerinjektion in den Rostralpol des Colliculus inferior (Abb.35,36,37) ist eine Aufnahme des Tracers über ventral des Colliculus inferior vorbeilaufende Fasern vom Nc.cuneiformis (Schuller und Radtke-Schuller 1988) nicht denkbar. Der Injektionsort beschränkt sich selbst in der sehr empfindlichen Nachweisreaktion mit TMB (Mesulam 1978) ganz auf den Rostralpol des Colliculus inferior (Abb.35,37). Schuller und Radtke-Schuller fanden allerdings keine antero-grade Markierung im Rostralpol des Colliculus inferior nach Injektion von WGA-HRP in den Nc.cuneiformis (pers. Mitt.).

Auch über Zwischenhirnstrukturen im Hypothalamus sind vokalisationssteuernde Eingänge in die Paralemniskale Zone möglich. Rübsamen und Schweizer (1986) fanden markierte Neurone nach Injektion von HRP in den Nc.ambiguus in hypothalamischen Gebieten, die denen sehr nahe liegen, wo auch Neurone nach Injektion in die Paralemniskale Zone (Abb.28 und 31) und in den Rostralpol des Colliculus inferior (Abb.36 und 38) zu finden waren. Auch beim Primaten ist der Hypothalamus in die Vokalisationssteuerung eingebunden (Jürgens 1979, Kirzinger und Jürgens 1982). Bei der Katze sind hypothalamische Gebiete ebenfalls mit der Produktion von Lautäußerungen verknüpft (Magoun et al. 1937, Hilton und Zbrozyna 1963, Fernandez de Molina und Hundsberger 1962). Altafullah et al. (1988) konnten durch elektrische Reizung in dorsalen und dorsolateralen Hypothalamusbereichen Vokalisationen auslösen, die denen spontaner Lautäußerungen der Katze entsprachen. Dennoch ist die Vokalisationsansteuerung über diese Hypothalamus-Gebiete wahrscheinlich sehr eng mit emotionalen Grundstimmungen des Tieres gekoppelt (bei der Katze: Magoun et al. 1937, Altafullah et al. 1988; bei Primaten: Jürgens 1979).

Als Eingänge aus übergeordneten, vokalisationsinvolvierten Gebieten in die Paralemniskale Zone kommen also Verbindungen über den Hypothalamus, das Gebiet des ventromedialen Colliculus inferior und direkt angrenzendes Periaquäduktales Grau und eine Verbindung über den Nc.cuneiformis und eventuell den Rostralpol des Colliculus inferior in Betracht (vergleiche Abb.52).

Die hier geschilderten Verknüpfungen der Paralemniskalen Zone mit anderen Hirnstrukturen (Abb.28) decken sich bis auf die (schwache) Projektion zum Nc.ambiguus und der ihn umgebenden *Formatio reticularis* und der in den medialen Teil des Nc.facialis (wohl aber in die medial angrenzende *Formatio reticularis*) mit denen, die Schuller und Radtke-Schuller nach Injektion von WGA-HRP in die Paralemniskale Zone im Zusammenhang mit den weiter unten geschilderten Reizexperimenten fanden (vergleiche Schuller und Radtke-Schuller 1988). Wie oben diskutiert wurde, ist die schwache Projektion der Paralemniskalen Zone zum Nc.ambiguus vielleicht durch Traceraufnahme von efferenten Fasern aus dem Rostralbereich des *Colliculus inferior* verursacht. Die Verbindung in den medialen Bereich des Nc.facialis wird von HRP-Injektionsexperimenten in den Nc.facialis bei Ratten bestätigt (Travers und Norgren 1983). Dort fanden sich retrograd markierte Neurone in dem als Paralemniskale Zone beschriebenen Gebiet, nicht aber nach Injektion in die medial angrenzende *Formatio reticularis*.

Inwieweit sich einzelne Projektionen nur bestimmten Bereichen der Paralemniskalen Zone (z.B. nur dem rostralen oder caudalen Teil) zuordnen lassen, kann aus den hier vorgestellten Verschaltungsmustern nach relativ großräumigen Injektionen von WGA-HRP (vergleiche Abb.27) nicht geschlossen werden. Die oben angesprochenen Unterschiede zu den Injektionen von Schuller und Radtke-Schuller sind möglicherweise auch auf unterschiedliche Größe und Lage der Injektionsorte zurückzuführen. Sie würden daher der oben bereits angesprochenen starken Strukturierung des der Paralemniskalen Zone anderer Säuger homologisierten Gebietes entsprechen (Diskussionsabschnitt 1.). Ziel der hier vorgestellten Applikationen von WGA-HRP war es, einen Überblick über das generelle Projektionsmuster eines physiologisch abgrenzbaren Gebietes, der Paralemniskalen Zone, zu erhalten. Eine besondere Rolle kommt dabei möglicherweise den den Zentralkern des *Colliculus inferior* umgebenden Strukturen zu, wie dem ventromedialen (icvm) und extrem rostralen Teil (icr). Zum einen könnte über sie die Information zur Vokalisationsansteuerung kommen (Abb.52) und zum anderen könnten sie eine Rolle bei der Weiterverarbeitung der Information

aus der Paralemniskalen Zone spielen (Abb.51, vergleiche auch Diskussionsabschnitt 3.).

5.2.2. Hinweise aus den physiologischen Eigenschaften der Neurone innerhalb der Paralemniskalen Zone

Die Neurone in der Paralemniskalen Zone zeigen auch physiologische Besonderheiten, die eine Einbindung in die Vokalisationsansteuerung nahelegen. Die Neuronentypen 2, 3, 4 und 5 sind entweder lange vor Einsetzen der Lautäußerung excitorisch (Typen 2 und 4) oder inhibitorisch (Typ 3) aktiv, oder sie entladen sich erst nach dem Ende der Vokalisation (Typ 5) (Abb.7). Außerdem sind die Aktivitäten der Typ 2 und 4 Neurone zu wichtigen Parametern der Vokalisation korreliert. So steigt die Entladungsstärke mit abnehmender Dauer (Typ 2, Abb.17) beziehungsweise sinkender Frequenz der Ortungslaute (Typ 4, Abb.20). Auch wenn die bei diesen Neuronen beobachtete komplexe Verarbeitung auditorischer Information und die außerdem korreliert zur Vokalisation auftretende Entladung keine direkte Entsprechung bei Motoneuronen im unmittelbar die Larynxmuskulatur ansteuernden motorischen Endkern, dem Nc.ambiguus erwarten lassen, so sei doch ein kurzer Vergleich mit den dort von Rübsamen und Betz (1986) bei der Hufeisennase beschriebenen Neuronenklassen vorgenommen.

Tatsächlich finden sich wenige direkte Ähnlichkeiten. So gleichen sich lediglich die in der Paralemniskalen Zone gefundenen und als Typ 4 und 5 bezeichneten Entladungsmuster während Vokalisation mit den im Nc.ambiguus vor Einsetzen ("prior-tonic" Typ) und nach Beendigung der Vokalisation ("off-tonic" Typ) aktiven Neuronen. Da beim "prior-tonic" Typ im Nc.ambiguus keine Korrelation zwischen der Entladungsrate und wichtigen Parametern der Vokalisation aufgestellt wurden, wie beispielsweise der Frequenz der Lautäußerung, ist ein weitergehender Vergleich mit vokalisationsgebundenen Entladungsmustern der Typ 4 Neurone der Paralemniskalen Zone nicht möglich. Es liegen nur Daten von vergleichbar prävokal aktiven Neuronen aus dem Periaquäduktalen Grau von Makaken vor (Larson und Kistler 1986). Dort entsprach eine aus deren Daten hochge-

rechnete Frequenzänderung von 1kHz einer Änderung der Entladungsrate von etwa 500spikes/s. Eine niedrigere Frequenz der Lautäußerung war allerdings verbunden mit einer ebenfalls niedrigeren Entladungsrate. Das läuft der bei den Typ 4 Neuronen der Paralemniskalen Zone ermittelten Korrelation entgegen. Hier war eine niedrigere Vokalisationsfrequenz gekoppelt mit einer Erhöhung der Entladungsrate (Abb.20). Diese Gegenläufigkeit findet sich auch beim Vergleich mit der Frequenzkodierung im Oberen Larynxnerv von Hufeisennasen (Schuller und Rübsamen 1981) und auch im Vergleich zu zwei Klassen von Neuronen im Nc.ambiguus wieder (Rübsamen und Betz 1986), bei denen eine solche Korrelation aufgestellt wurde. Bei den Neuronen im Nc.ambiguus entsprach eine Frequenzänderung von 1kHz einer Veränderung der Entladungsrate von 10 bis 44spikes/s. Diese beiden Klassen, die "pre-off-tonic" und die "low-discharge-rate" Neurone unterscheiden sich aber in ihrem Entladungsmuster von dem der paralemniskalen Typ 4 Neurone.

Obwohl also die Neurone des Typs 4 der Paralemniskalen Zone ein Entladungsmuster aufweisen, das zu einem wichtigen Parameter der Vokalisation, nämlich der Frequenz korreliert ist, könnte eine Weiterverschaltung ihrer Information auf motorisch den Nc.ambiguus innervierende Neurone oder sogar Motoneurone im Nc.ambiguus selbst nicht über eine einfache, erregende synaptische Verbindung erfolgen. Es müßte demzufolge eine Invertierung dieser Entladungskorrelation bei der Weiterverschaltung der aus der Paralemniskalen Zone abgehenden Information stattfinden. Dies ist über eine negative Verschaltung mittels einer hemmenden Synapse auf ein motorisch innerverendes Neuron (oder ein Motoneuron) mit hoher Spontanaktivität möglich. Entsprechend der ansteigenden Aktivität in den paralemniskalen Typ 4 Neuronen würde in diesen motorisch aktiven Neuronen dann die Spontanaktivität herabgesetzt werden und das würde letztlich zu einer Absenkung der Vokalisationsfrequenz führen.

Eine entsprechende histochemische Nachweisreaktion für den hemmenden Transmitter GABA zeigt, daß fast alle Neurone innerhalb der Paralemniskalen Zone positiv reagieren, d.h. die geforderten hemmenden Eigenschaften besitzen könnten (Abb.50; die Schnittserie wurde dankenswerterweise von Marianne Vater

zur Verfügung gestellt). Es ist allerdings noch unklar, wo sich diese Umschaltstelle befinden könnte.

Auch die paralemniskalen Neurone des Typs 2 weisen Entladungsmuster bei Vokalisation auf, die zu einem anderen wichtigen Parameter der Lautäußerung korreliert sind, nämlich zu deren Dauer. Aber auch hier ist die Art der Korrelation genau entgegengesetzt derjenigen, wie sie von Neuronen aus dem Periaquäduktalen Grau bei Makaken bekannt ist (Larson und Kistler 1986). Dort entspricht eine kürzere Dauer auch einer geringeren Entladungsrate. Bei Verringerung der Lautdauer um 10ms verringert sich die Spikerate von Neuronen des Periaquäduktalen Graus um etwa 13spikes/s (hochgerechnet aus den Daten der oben zitierten Autoren). Die Typ 2 Neurone der Paralemniskalen Zone hingegen erhöhen ihre Spikerate bei einer Verringerung der Lautdauer um 10ms um etwa 140spikes/s. Ein Vergleich mit Werten aus dem *Nc.ambiguus* der Hufeisennasen ist wegen fehlender Daten nicht möglich. Es ist also auch bei Neuronen dieses Entladungstyps ein entsprechender Mechanismus zur Kodierung der Dauer der Vokalisation mittels einer invertierenden Weiterverschaltung denkbar, wie er für den der Frequenz vorgeschlagen wurde.

Ein weiterer Grund, zumindest die Neurone des Typs 4 und 5 in einen motorischen Zusammenhang zu stellen, ist deren Lokalisation im rostralen Bereich der Paralemniskalen Zone (Abb. 23, 24). Dort befinden sich, dem histologischen Zellbild gemäß (Abb. 6a-e), gehäuft Zellen mit großen Durchmessern, wie sie in vornehmlich sensorisch involvierten Strukturen nicht zu finden sind. Auch physiologische Eigenschaften der Typ 4 und 5 Neurone deuten auf große Zelldurchmesser hin. So sind die Aktionspotentiale beider Neuronentypen während der extrazellulären Ableitung über eine Ableitstrecke von bis zu 100µm diskriminierbar. Außerdem beträgt die Amplitude der Entladungen das zwei bis dreifache dessen, was Aktionspotentiale von rein akustisch aktivierbaren Neuronen aufweisen.

Ergebnisse neurophysiologischer Ableitungen aus der Paralemniskalen Zone von anderen Säugern, die einen Zusammenhang dieses Gebietes mit der Vokalisationssteuerung nahe legen, sind bislang nicht veröffentlicht worden. Kirzinger (pers.

Mitt.) ist jedoch zur Zeit dabei, in entsprechenden tegmentalen Strukturen beim Totenkopffaffen die neuronalen Entladungsmuster während der Vokalisation zu charakterisieren. Sie fand bislang einige Neurone, die ähnlich wie die hier beschriebenen der Typen 2 und 4 bereits bis zu 100ms vor Beginn der Lautäusserung tonische Aktivität aufweisen. Eine Registrierung der ausgesandten Vokalisationsfrequenz und ein akustischer Test mit definiert veränderten Parametern wird allerdings nicht vorgenommen.

5.2.3. Auslösung von Vokalisation durch elektrische Reizung

Innerhalb der Paralemniskalen Zone konnten Schuller und Radtke-Schuller (1988) durch elektrische Mikrostimulation arteigene, natürliche Lautäußerungen hervorrufen. Sie waren auch bei Erregungsparametern nahe der Schwellenwerte obligat von alternierenden Ohrbewegungen begleitet, wie sie bei spontanen Vokalisationen ebenfalls immer auftreten. Es fanden sich keinerlei anderweitige motorische Erregungszustände, wie z.B. Körperbewegungen oder allgemeine motorische Unruhe. Die Latenzen bis zum Beginn der Vokalisation waren kürzer als beispielsweise diejenigen, die sich bei Reizung des Nc.cuneiformis und der extrem lateralen Teile des Periaquäduktalen Graus fanden. Zudem trat dort bei Reizung auch allgemeine motorische Unruhe auf.

Schuller (1986) konnte in caudalen Gebieten tegmentaler Mittelhirnbereiche in Tiefen von 2500 und 3500µm sowohl arteigene Vokalisation auslösen, als auch bei höheren Reizintensitäten reversibel das Dopplereffekt-Kompensationsverhalten unterdrücken. Dabei lag die Frequenz der ausgesandten Ortungslaute immer nahe der Ruhefrequenz, unabhängig davon, welche Frequenz die rückgespielten Echosignale besaßen. Nach der Läsion dieser Gebiete erhöhte sich die Wiederholrate der Ortungsrufe für etwa 15min. Die Frequenz der dabei ausgesandten Laute lag im Bereich der Ruhefrequenz. Die Tiere zeigten kein Dopplereffekt-Kompensationsverhalten mehr. Eine genaue Lokalisation dieser Reiz- und Läsionsorte und deren Zuordnung

zu definierten Hirnstrukturen wurde allerdings nicht vorgenommen.

Auch Suga und seine Mitarbeiter (1973) konnten durch elektrische Stimulation tegmentaler Strukturen bei verschiedenen Fledermausarten aus unterschiedlichen Familien arttypische Vokalisation auslösen (Myotis austroriparius und Eptesicus fuscus (Vespertilionidae), Pteronotus parnellii und P. suapurensis (Mormoopidae), Noctilio leporinus (Noctilionidae)). Auch hier war die Lautäußerung, außer von Pinna- und Maulbewegungen, von keiner zusätzlichen allgemein-motorischen Erregung begleitet. Eine genaue Lokalisation der Reizorte wurde allerdings nicht vorgenommen. Es werden hauptsächlich zwei Gebiete aufgeführt, die zum einen dem Periaquäduktalen Grau und zum anderen tegmentalen Strukturen antero-ventral des Colliculus inferior zugeordnet werden (vergleiche hierzu die Lage der Paralemniskalen Zone in Abb.6). Letztere entsprechen ziemlich genau dem hier als Paralemniskaler Zone bezeichneten Gebiet, schließen aber eventuell noch sie umgebende tegmentale Bereiche mit ein.

Auch bei Katzen konnten in tegmentalen Bereichen antero-ventral des Colliculus inferior Lautäußerungen ausgelöst werden (Magoun et al. 1937, Kanai und Wang 1962).

Bei Primaten sind bislang keine Reizversuche in vergleichbaren Strukturen veröffentlicht worden.

5.3. Die funktionelle Stellung der Paralemniskalen Zone im Zusammenhang mit der Verarbeitung auditorischer Reize

Wie aus den Projektionsmustern nach Injektion von WGA-HRP hervorgeht, existiert kein eindeutig der klassischen aufsteigenden Hörbahn zuzuordnendes Gebiet als Zielgebiet der aus der Paralemniskalen Zone abgehenden Axone (Abb.28). Der Schwerpunkt der Informationsweiterleitung liegt eindeutig bei mehr motorisch oder multimodal integrierenden Strukturen (zum Beispiel Nc.facialis und umgebende Formatio reticularis, Colliculus superior, Randstrukturen um den Zentralkern des Colliculus inferior). Insofern ist auch eine funktionelle Einbin-

dung primär in die auditorische Verarbeitung nicht zu erwarten.

Die akustische Information gelangt zum einen über Kerne der klassischen aufsteigenden Hörbahn, wie den dorsalen Lateralen Lemniskuskern in die Paralemniskale Zone (Abb.30,51), zum andern auch über einen zweiten, parallel zur aufsteigenden Hörbahn verlaufenden Weg über den Nucleus des Zentralen Auditorischen Traktes (Abb.29,51). Der Nucleus des Zentralen auditorischen Traktes seinerseits erhält massiv Eingänge aus dem ventralen Cochleariskern, wie ein Vergleich entsprechender Projektionsmuster nach Injektion von WGA-HRP in den Cochleariskern von *Rhinolophus rouxi* durch M.Vater (pers. Mitt.) zeigt. Dieser abseits der klassischen aufsteigenden Hörbahn existierende Weg wurde bei Fledermäusen erstmalig von Kobler et al. (1987) bei *Pteronotus parnellii* beschrieben. Der Zentrale auditorische Trakt stellt eine Verbindung von der Cochlea über nur vier Synapsen zu frontalen kortikalen Strukturen dar und wird als eine Möglichkeit diskutiert, schnell akustische Information in motorische Muster umzusetzen, die über den frontalen Cortex gesteuert werden könnten.

Von den audio-vokal aktiven Neuronen weisen die des 1. Typs am stärksten ausgeprägte auditorische Verarbeitungseigenschaften auf. Die Spontanaktivität dieser Neurone ist während der Vokalisation gehemmt, wohingegen diese Neurone bei akustischer Reizung excitatorisch antworten. Dabei werden solche Parameter akustischer Reize besonders gut beantwortet, die im Zusammenhang mit dem Dopplereffekt-Kompensationsverhalten der Hufeisennasen relevant sind (Abb.9 bis 14):

So sind die Typ 1 Neurone im Intensitätsbereich der meisten Echos, also zwischen 50 und 80dB SPL, auf einen Frequenzbereich abgestimmt, der denjenigen der dopplerverschobenen Echos abdeckt (Abb.11f). Alle Bestfrequenzen der Typ 1 Neurone liegen ebenfalls in diesem Frequenzbereich bis zu 5kHz, 63% (59 von 94) im Bereich bis zu 2kHz oberhalb der Ruhefrequenz der Hufeisennasen (Abb.9). Die dynamische Kennlinie besitzt einen nicht-monotonen Verlauf und weist Bestamplitudenwerte auf, die den Intensitäten der meisten rückkehrenden Echos entspricht (50 bis 80dB SPL, Abb.11g). Zusätzlich zeigen diese Neurone sehr ausgeprägte Kodiereigenschaften für Frequenzveränderungen von wenigen hundert Hertz um ihre jeweilige Best-

frequenz herum (Abb.11h, 13). Bei zeitlicher Ankoppelung eines akustischen Reizes an eine Lautäußerung überwiegt die Beantwortung des mit diesem Reiz simulierten Echsignals über die Hemmung der Spontanaktivität während der Vokalisation (Abb.10, 12,14). Dabei sind die Zeitabstände zum Beginn der vorausgegangenen Vokalisation von entscheidender Bedeutung. Falls der zeitliche Abstand zwischen 18ms und etwa 25ms beträgt, wird die Reizantwort auf das simulierte Echsignal unterdrückt (Abb.14). Maximal beantwortet werden Abstände von bis zu 16ms.

Alle diese Parameter decken sich mit denen, die für das Einsetzen des Dopplereffekt-Kompensationsverhaltens der Hufeisennasen beschrieben wurden (Schnitzler 1968, Schuller et al. 1973, 1974, Schuller und Suga 1976, Schuller 1977, 1986, Neumann 1987). So bewirkt nur der bis zu 3kHz oberhalb der Ruhfrequenz (in "positiver" Richtung) verschobene, konstantfrequente Echoanteil eine nahezu vollständige Kompensation dieser Frequenzverschiebung. Zudem darf der zeitliche Abstand des rückkehrenden Echsignals zum Lautanfang maximal 20ms betragen. Das bedeutet, daß sich Laut und Echo zeitlich überlappen müssen. Gerade in diesem Zusammenhang ist die Eigenschaft der paralemniskalen Typ 1 Neurone interessant, während der Vokalisation keine Entladungsaktivität aufzuweisen, dagegen ein zeitlich an die Lautäußerung angekoppeltes, simuliertes Echsignal mit nahezu identischen akustischen Parametern wie die vorausgegangene Lautäußerung mit erhöhter Entladung zu beantworten. Das geschieht besonders dann, wenn der Lautbeginn und der Anfang des akustischen Signals den oben erwähnten zeitlichen Abstand von maximal 15ms besitzen. Aus vokalisationssteuernden Bahnen (z.B. aus dem Hypothalamus, Abb.28A,31) könnte somit über eine negative Efferenzkopie der Vokalisation eine Art "Kontrastverschärfung" für die Abhebung der Echinformation gegenüber der vorausgehenden Vokalisation, die natürlich ebenfalls den akustischen Eingang des auditorischen Systems reizt, benutzt werden. Das könnte besonders dann von Bedeutung sein, wenn sich die Echofrequenz nur wenig von der Ruhfrequenz unterscheidet und das Echo relativ hohe Intensitäten besitzt. In diesem Fall werden Neurone mit Bestfrequenzen von nur einigen hundert Hertz oberhalb der Ruhfrequenz aufgrund ihrer Abstimmeeigenschaften (relativ breite Abstimmkurven mit Q_{10db} -Werten im Mittel um 29,5) von beiden Reizen

(der Vokalisation und dem Echo) akustisch erregt. Die starke Abhängigkeit der neuronalen Antwort der Typ 1 Neurone schon von kleinen Frequenzveränderungen von wenigen hundert Hertz (Abb.13) würde dadurch im Frequenzbereich nahe der Ruhefrequenz und bei hohen Echointensitäten zusätzlich verstärkt.

Der Effekt einer "neuronalen Abschwächung" der akustischen Reizung des auditorischen Systems durch die Vokalisation wurde von Suga und Schlegel 1972 anhand der Ableitung von Summenpotentialen bei Myotis grisescens nachgewiesen. Diese Effekte können Strukturen des Oberen Olivenkomplexes oder des Lateralen Lemniskus zugeordnet werden (Suga und Shimozawa, 1974). Eine genauere Lokalisation und eine weitergehende Vorstellung über den zugrundeliegenden Mechanismus sind anhand ihrer Daten allerdings nicht möglich.

Auch beim Totenkopffaffen sind Neurone beschrieben worden, die während der Vokalisation eine Hemmung der Spontanaktivität aufweisen, akustische Reize aber mit einer excitatorischen Entladung beantworten (Müller-Preuss 1988, Müller-Preuss und Ploog 1981). Sie befanden sich sowohl im Colliculus inferior oder ihn umgebenden Strukturen, als auch im auditorischen Cortex.

Neben den audio-vokal aktiven Neuronen des Typs 1 finden sich in der Paralemniskalen Zone auch 118 Neurone, die nur durch akustische Reize aktivierbar sind und bei Vokalisation keine Hemmung ihrer Spontanaktivität aufweisen (Abb.26). 29 dieser Neurone zeigen in ihren Antworteigenschaften sehr große Ähnlichkeit zu den Antworten der Typ 1 Neurone auf akustische Reize (Abb.11). Bei 26 dieser Neurone befinden sich die Bestfrequenzen aber im Bereich zwischen 1 und 4kHz oberhalb der Ruhefrequenz (Abb.25), also in einem Bereich weiter oberhalb der Ruhefrequenz als bei den Typ 1 Neuronen (Abb.9). In einem nur wenige hundert Hertz breiten Frequenzbereich etwa 100 bis 400Hz oberhalb der Ruhefrequenz aber noch unterhalb der jeweiligen Bestfrequenz ist die Spontanaktivität gehemmt (Abb.26b, d). Im übrigen Frequenzbereich innerhalb ihrer Abstimmkurve zeigen sie ein phasisch-tonisches Entladungsmuster (Abb.26b, c).

Aus den Ergebnissen der oben erwähnten verhaltensphysiologischen Versuche über die Eigenschaften des Dopplereffekt-Kompensationsverhaltens wurde auf eine Teilung des Frequenzregelungssystems in zwei funktionell getrennte Blöcke geschlossen (z.B. Schuller 1986). So sind die Hufeisennasen in Testsituationen mit simulierten, in positiver Richtung frequenzverschobenen Echosignalen in der Lage, die Vokalisationsfrequenz innerhalb nur weniger Folgelaute um den notwendigen Betrag abzusinken. Wenn das Echo aber nicht mehr frequenzverschoben eintrifft und die Tiere zur Ruhefrequenz zurückkehren, wird die Vokalisationsfrequenz schrittweise von Laut zu Laut um einen relativ konstanten Betrag von einigen hundert Hertz erhöht, bis sich die ausgesandte Frequenz und die Echofrequenz wieder entsprechen. Wird die Echofrequenz aber bereits nach kurzer Zeit wieder künstlich über die Ruhefrequenz hinaus erhöht, bevor die Tiere ihre Vokalisationsfrequenz der Ruhefrequenz angleichen konnten, so setzt der erste, schnellere "Regelblock" bereits wieder ein und verhindert somit ein Zurückkehren der Ortungslautfrequenz auf den Wert der Ruhefrequenz. Die Folge dieser artifiziellen Versuchssituation ist, daß die Hufeisennase die Frequenz ihrer Lautaussendung auf einem viel zu niedrigen Niveau hält. Das Dopplereffekt-Kompensationssystem gliedert sich demzufolge in einen schnell arbeitenden, "aktiven" Regelungskreis, der in Abhängigkeit der (positiven) Frequenzverschiebung im Echosignal zu Frequenzwerten oberhalb der Ruhefrequenz eine Absenkung der Vokalisationsfrequenz bewirkt und in einen zweiten intern ablaufenden ("passiven") Block, der weitgehend unabhängig von der momentanen (negativen) Frequenzverschiebung zu Werten unterhalb der Ruhefrequenz hin arbeitet. Letzterer benötigt offensichtlich keinerlei Information über die aktuelle Echofrequenz. Er führt die Vokalisationsfrequenz schrittweise zurück auf den Betrag der Ruhefrequenz.

Die paralemniskalen Neurone des Typs 1 und möglicherweise auch die rein akustisch aktivierbaren Neurone mit ähnlichen auditorischen Eigenschaften (Abb.26) wären ihren Antworteigenschaften entsprechend also sehr gut geeignet, dopplerverschobene Echofrequenzen im Rahmen des Dopplereffekt-Kompensationsverhaltens zu verarbeiten. Sie würden dem aktiven Teil des

Kompensationssysteme gezielt diejenige auditorische Information liefern können, die zum Absenken der Vokalisationsfrequenz nötig ist.

Im folgenden soll eine Vorstellung entwickelt werden, die aufzeigt, in welcher Weise die Eigenschaften dieser Neurone zur Regelung der Frequenz der Lautäußerung herangezogen werden könnten (Abb.53).

Die akustische Information über die aktuelle Echofrequenz gelangt auf den oben skizzierten Wegen (Abb.51) zu den paralemniskalen Neuronen. Die verschiedenen Neurone a, b und c des

Typs 1 (Abb.13) sowie rein akustisch aktivierbare Neurone mit ähnlichen auditorischen Eigenschaften (Abb.26, x in Abb.53) antworten am besten in jeweils leicht verschiedenen Frequenzbereichen oberhalb der Ruhefrequenz der Hufeisennasen (vergleiche Abb.9 (type 1) und 25b). Somit aktivieren dopplerverschobene Echos diese Neurone je nach dem Betrag der aufgetretenen Dopplerverschiebung unterschiedlich. Das bedeutet, daß mit wachsender Abweichung von der Ruhefrequenz sowohl die Entladungsrate der einzelnen Neurone ansteigt, als auch eine wachsende Anzahl dieser Neurone rekrutiert wird (Abb.13). Ihre Aktivität bleibt bei weiter ansteigender Echofrequenz über den für das Dopplereffekt-Kompensationsverhalten relevanten Bereich bis zu etwa 5kHz oberhalb der Ruhefrequenz (Schnitzler 1968, Schuller et al.1974) auf hohem Niveau stehen (Abb.13, 11h, 26f). Somit summieren sich die neuronalen Aktivitäten auf (vergleiche rechte Teilabbildung in Abb.53).

Es ist bekannt, daß bei Hufeisennasen im Oberen Larynxnerv (Schuller und Rübsamen 1981) und in Neuronen des motorischen Endkerns der Vokalisationsansteuerung, dem Nc.ambiguus (Rübsamen und Betz 1986), sowie in Neuronen des Periaquäduktalen Graus bei Primaten (Larson und Kistler 1986) niedrige Vokalisationsfrequenzen einer geringeren Entladungsrate entsprechen.

Dementsprechend wären die Typ 1 Neurone und die nur akustisch aktivierbaren paralemniskalen Neurone mit ähnlichen auditorischen Eigenschaften in der Lage, das motorische Kommando für niedrigere Vokalisationsfrequenzen als Folge dopplerverschobener Echos unter folgenden Annahmen aufzubauen:

- 1) die involvierten Neurone der Paralemniskalen Zone müssen hemmend weiterverschaltet sein,

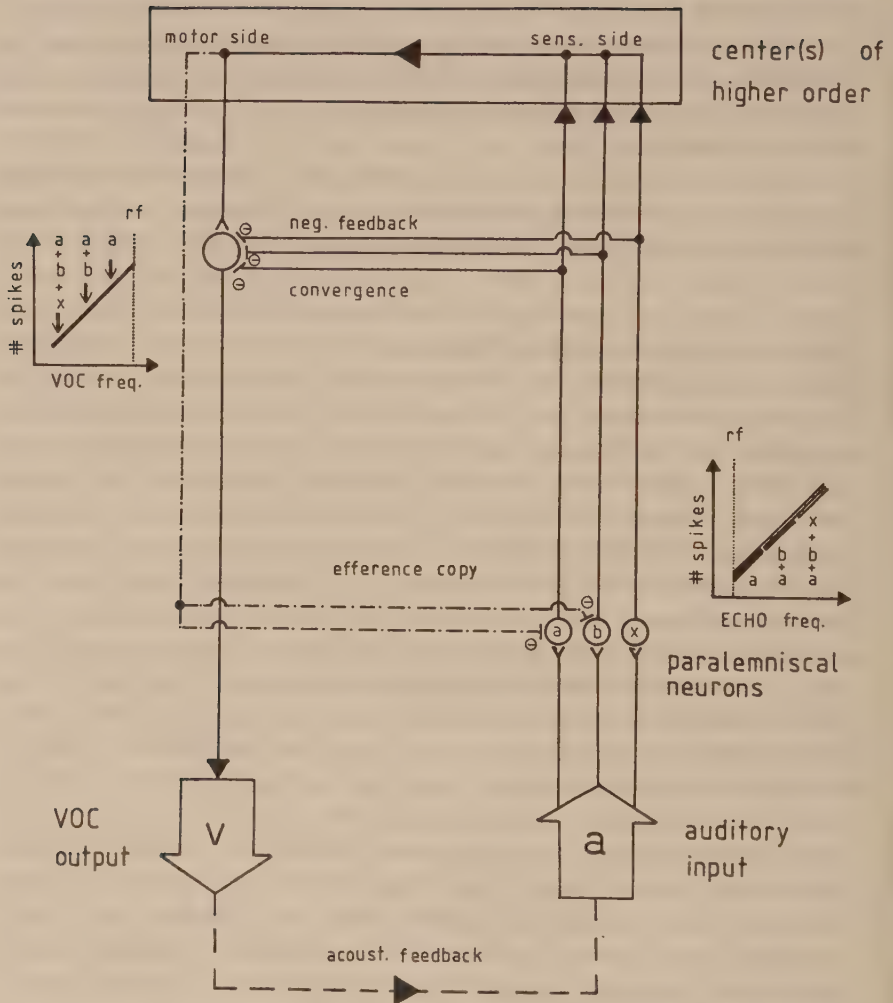


Abb.53 Modell zur Regelung der Vokalisationsfrequenz. Einzelheiten siehe Text.

- 2) Endpunkte dieser inhibitorischen Weiterverschaltung müssen auf einen Punkt (z.B. ein motorisch aktives Neuron) konvergieren
- 3) die Neurone in diesem Punkt müssen bei der Aussendung der Ruhefrequenz eine hohe Ruhe-("Spontan"-)aktivität besitzen und
- 4) sie müssen die Frequenzinformation bis zur Aussendung des folgenden Lautes speichern.

Ansteigende Aktivität der Typ 1 Neurone (Abb. 11, 12, 13) und der ihnen in akustischen Eigenschaften ähnlichen Neurone (Abb.26) in der Paralemniskalen Zone wird die "Ruhe"aktivität dieser motorisch eingebundenen Neurone über die hemmenden synaptischen Verbindung herabsetzen, damit zu einer verminderten Erregung führen und letztlich eine Absenkung der Vokalisationsfrequenz herbeiführen.

Das Modell läßt sich auch dahingehend erweitern, daß die auditorische Information erst von jedem paralemniskalen Neuron einzeln auf vokalmotorische Neurone verschaltet wird, die dann erst ihrerseits konvergent weiterverschaltet sein müßten. Dabei könnte die erste Verschaltung hemmend und die zweite erregend sein, was über die Konvergenz der zweiten Verschaltung zu einer excitatorisch weitergeleiteten "Summation von Hemmung" führen würde. Invers dazu könnte auch die erste Verschaltung erregend und die zweite hemmend erfolgen. Dies entspräche einer hemmend wirkenden Summation excitatorischer Aktivität.

Es wurde bereits oben erwähnt, daß tatsächlich fast alle Neurone in der Paralemniskalen Zone über hemmende Eigenschaften verfügen, wie aus entsprechenden Nachweisreaktionen für den hemmenden Transmitter GABA hervorgeht (Abb.50). Diese hemmenden Eigenschaften spielen auch bei der Interpretation der Entladungseigenschaften der Typ 2 und 4 Neurone bei Vokalisation eine Rolle (vergleiche Abschnitt 2.2. der Diskussion).

Eine konvergente Verschaltung auditorischer Information auf motorische Systeme läßt sich schon allein deshalb vermuten, weil die räumliche Ausdehnung und Zellzahl des auditorischen Systems um ein Vielfaches über denen motorischer Zentren liegt (vergleiche Abb.49a und b), in welchen zudem noch die mittleren Zelldurchmesser meist deutlich über denen sensori-

scher Systeme liegen. Es gibt also mehr auditorische Neurone als vokalmotorische.

Wie aus den Projektionsmustern nach Injektion von WGA-HRP hervorgeht (Abb.28 und 36), kommen als Zielgebiet solch einer hemmenden, konvergenten Verschaltung der Frequenzinformation aus der Paralemniskalen Zone beispielsweise der Rostralpol des Colliculus inferior und der ventromedial des Zentralkerns gelegene Bereich in Betracht. Diese Gebiete besitzen eine höhere Anzahl an GABAergen Terminalendigungen als andere, allein der Projektionsmuster wegen in Frage kommende Strukturen wie der Colliculus superior oder die den Nc.facialis umgebende Formatio reticularis. Außerdem steht zumindest der Rostralpol des Colliculus inferior mit mehreren Gebieten in Verbindung, die der Vokalisationsansteuerung zugerechnet werden können, so mit dem Nc.cuneiformis, dem Nc.ambiguus und mit Strukturen im dorsalen Hypothalamusbereich (Abb.36,38). Die Verbindungen des ventromedial des Zentralkerns des Colliculus inferior gelegenen Areals sind nicht bekannt. Aus beiden Gebieten liegen bislang auch noch keine physiologischen Daten vor, die Aussagen über die Entladungseigenschaften im Zusammenhang mit Vokalisation zulassen.

Die Bedeutung tegmentaler Mittelhirnstrukturen ventral des Colliculus inferior für das Funktionieren des Dopplereffekt-Kompensationsverhaltens von Rhinolophus konnte Schuller (1986) durch elektrische Reizung und Läsionsexperimente zeigen. Wie bereits oben (Abschnitt 2.3.) erwähnt wurde, war es dort möglich, das Kompensationsverhalten reversibel oder bei Läsion dieser Bereiche irreversibel zu unterdrücken. Die Frequenz der ausgesandten Ortungslaute lag immer nahe der Ruhefrequenz, unabhängig von der Frequenz der simulierten Echos. Auch die Läsionsstudien von Movchan (1984), die ebenfalls an Hufeisennasen durchgeführt wurden, zeigen die Bedeutung des Colliculus inferior und der angrenzenden tegmentalen Bereiche für das Funktionieren des Kompensationsverhaltens. Nur bei bilateraler Läsion auch der ventralen Bereiche des Colliculus inferior und ventral angrenzender Strukturen waren die Versuchstiere nicht mehr in der Lage, Dopplereffekte zu kompensieren. Welche Strukturen und Faserverläufe letztlich den Ausfall des Kompensationsverhaltens bewirkten, ist nicht festzustellen. Demgegenüber war bei bilateraler Läsion des

gesamten auditorischen Cortexbereichs und angrenzender Gebiete das Kompensationsverhalten nur vermindert, aber nicht völlig ausgeschaltet.

Auch bei nicht dopplerkompensierenden Fledermausarten mit völlig anderen Lauttypen, wie bei Myotis yumanensis, ist bei bilateraler Läsion der ventralen Bereiche des Colliculus inferior und ventral angrenzender Strukturen bis auf Höhe der dorsalen Kerne des Lateralen Lemniskus und medial angrenzender Gebiete das Ortungsverhalten sehr stark eingeschränkt. Die so behandelten Tiere waren nicht mehr in der Lage, Hindernissen auszuweichen. Auch hier ist eine detailliertere Angabe der betroffenen Strukturen oder Faserverläufe nicht möglich. Bei bilateraler Läsion des auditorischen Cortex war das Ortungsverhalten hingegen noch intakt (Suga 1969a und b).

Das oben vorgeschlagene Modell zur Regelung der Vokalisationsfrequenz mithilfe von Neuronen aus der Paralemniskalen Zone würde eine schnelle Bereitstellung der Frequenzinformation bereits auf relativ niedrigem Verarbeitungsniveau gewährleisten. Da beim Dopplereffekt-Kompensationsverhalten die gezielte Absenkung der Vokalisationsfrequenz allerdings erst im nächstfolgenden Laut erfolgt, der im Mittel 40 bis 50ms später ausgesandt wird (Schnitzler 1968, Neuweiler et al. 1987), bliebe daher auch genügend Zeit, um die Information über die aktuelle Echofrequenz sogar bis zum Cortex zu leiten und erst dort die Umschaltung auf motorisch involvierte Systeme vorzunehmen. Dies könnte allerdings nicht über die paralemniskalen Neurone bewerkstelligt werden. Sie besitzen weder eine direkte (Abb.28) Verbindung, noch sind bislang indirekte Verbindungen über mit der Paralemniskalen Zone verknüpfte Strukturen bekannt geworden.

Prinzipiell wäre das oben dargestellte System auch in der Lage, nicht nur die Absenkung der Vokalisationsfrequenz, sondern auch die Rückführung der Lautfrequenz auf die Ruhefrequenz zu bewerkstelligen. Da die niedrigsten Bestfrequenzen der beteiligten paralemniskalen Neurone, von vier Neuronen (3%) abgesehen, mindestens 150Hz oberhalb der Ruhefrequenz liegen, würde auch ein Schwingen des Systems beim Einregeln auf den Ruhezustand vermieden werden können. Dennoch wird die Vokalisationsfrequenz über ein von akustischen Reizen unab-

hängiges, intern ablaufendes Regelsystem auf die Ruhefrequenz zurückgeführt (z.B. Schuller 1986). Über dessen neuronale Zusammensetzung und Funktion ist nichts bekannt.

Natürlich sind neben der Regelung der Frequenz der Lautaussendung auch noch andere Parameter für ein angepaßtes Vokalisationsverhalten von Bedeutung. So muß beispielsweise die spektrale Zusammensetzung der Ortungsrufe, deren Intensität, deren zeitliche Struktur und deren zeitliche Aufeinanderfolge in Abhängigkeit von eingegangenen akustischen Informationen verändert werden (vergleiche z.B. Neuweiler et al. 1987). All diese Regelungsvorgänge laufen parallel zur Frequenzregelung ab. Zur Vokalisationsansteuerung wird also mindestens ein weiteres integrierendes "Zentrum höherer Ordnung" (Abb.53) benötigt.

Bislang sind aus keinem anderen auditorischen Gebiet neuronale Eigenschaften bekannt, die die für die Dopplereffekt-Kompensation relevanten akustischen Parameter in ähnlicher Weise kodieren können wie die Typ 1 Neurone (Abb.11, 12) und die rein akustisch aktivierbaren paralemniskalen Neurone mit ähnlichen auditorischen Eigenschaften (Abb.26). Die bekannten Neurone mit excitatorischen Bestfrequenzen im Dopplereffekt-relevanten Frequenzbereich besitzen alle eine weniger stark ausgeprägte Frequenzsensitivität oder ihnen fehlt die bei weiter ansteigender Frequenzveränderung auf hohem Niveau stehende bleibende Aktivität (vergleiche Abb.13) (z.B. eigene Beobachtungen, Schuller pers.Mitt.). Schmalbandig abgestimmte Neurone mit hoher Frequenzsensitivität antworten bei fortwährend ansteigender Reizfrequenz nach Erreichen der maximal erregenden Frequenz mit wieder absinkender Aktivität. Unter denselben Annahmen wie im oben vorgeschlagenen System müßten daher mit zunehmender Abweichung der Echofrequenz von der Ruhefrequenz mehr Neurone eingebunden werden, um daß System auf hohem Aktivitätsniveau zu halten und damit die notwendige Information zur entsprechenden Absenkung der Aktivität in vokalmotorisch eingebundenen Neuronen zu erzielen. Die Gesamtzahl der auditorischen Neurone nimmt aber im Frequenzbereich oberhalb der Ruhefrequenz mit zunehmender Bestfrequenz kontinuierlich ab. Das gilt für alle bislang untersuchten auditorischen Strukturen (vergleiche z.B. Feng und Vater 1985 (Coch-

leariskern), Metzner und Radtke-Schuller (Kerne des Lateralen Lemniskus), Schuller und Pollak 1979 (Colliculus inferior), Ostwald 1984 (auditorischer Cortex)). Unterstrukturen innerhalb dieser auditorischen Verarbeitungszentren, in denen eine solche der generellen Verteilung gegenläufige Bestfrequenzverteilung verwirklicht wäre, sind nicht bekannt.

5.4. Die mögliche Bedeutung der Paralemniskalen Zone in anderen Funktionszusammenhängen

5.4.1. Atmung

Bei keinem einzigen der 335 in der Paralemniskalen Zone abgeleiteten Neurone fanden sich Entladungskorrelationen spezifisch zur Atmung der Tiere. Nur wenn gleichzeitig mit der Ausatmung auch eine Lautäußerung erfolgte, traten Entladungsmuster der oben geschilderten Typen auf (Abb.8). Das bedeutet, daß die Ansteuerung der Vokalisation unabhängig von der Ansteuerung der Ausatmung stattfinden muß.

Auch anatomisch ergaben sich keinerlei Hinweise darauf, daß die Paralemniskale Zone mit Atemsteuerungszentren in direkter Verbindung steht. Es fand sich beispielsweise keine Verbindung zu den Kernen des parabrachialen Gebietes (Abb.28).

5.4.2. Ohrbewegungen

Die Projektionsmuster nach Injektion von WGA-HRP (Abb.28) lassen bedingt auch den Schluß zu, die Paralemniskale Zone könnte an der Steuerung der Ohrmuskulatur in Abhängigkeit von akustischen Reizen beteiligt sein oder im Zusammenhang mit der obligaten Ankoppelung der Ohrbewegung an die Vokalisation der Hufeisennasen von Bedeutung sein. So finden sich stark ausgeprägte anterograd markierte Terminalendigungen im medialen Teil des Nc.facialis, aber auch in der angrenzenden Formatio reticularis (Abb.28 und 33). Dieser mediale Teil des Nc.facialis ist derjenige Bereich, dessen Motoneurone Axone in die bei

der Ohrbewegung der Hufeisennasen beteiligte Muskulatur sendet (Schweizer und Schmidbartl in Vorb., Schmidbartl und Schweizer in Vorb.). Schuller und Radtke-Schuller (1988) fanden nach Injektion in einen Bereich der hier als Paralemniskale Zone beschriebenen Struktur, in dem sie bei Mikrostimulation Vokalisation auslösen konnten, keine Markierungen innerhalb des Nc.facialis.

Auch bei der Ratte erhält der mediale Teil des Nc.facialis Eingänge aus der Paralemniskalen Zone (Travers und Norgreen 1983), während der laterale Bereich keine afferenten Verbindungen zu ihr aufweist. Bei einer Kontrollinjektion in die medial an den Nc.facialis angrenzende *Formatio reticularis* fanden Travers und Norgren keine Markierungen in der Paralemniskalen Zone.

Die afferente Innervierung des Nc.facialis durch Gebiete, die in ihrer Lage der Paralemniskalen Zone entsprechen, finden sich ebenso beim Totenkopffaffen (Thoms 1988).

Die akustische Information gelangt über Kerne der klassischen aufsteigenden Hörbahn, wie den Dorsalen Lateralen Lemniskuskern auf binauralen Kanälen in die Paralemniskale Zone (Abb.51). Auch über Eingänge aus dem monauralen Nucleus des Zentralen Auditorischen Traktes zusammen mit der Querverschaltung der Paralemniskalen Zonen untereinander könnte eine sehr schnelle binaurale Quelle auditorischer Information gebildet werden (Abb.54). Der Nucleus des Zentralen auditorischen Traktes seinerseits erhält massiv Eingänge aus dem (kontralateralen) ventralen Cochleariskern, wie ein Vergleich entsprechender Projektionsmuster nach Injektion von WGA-HRP in den Cochleariskern von Rhinolophus rouxi durch M.Vater (pers.Mitt.) zeigt (vergleiche auch Kobler et al. 1987).

Es wäre somit möglich, akustische Information über die Paralemniskale Zone sehr schnell in motorische Kommandos im Nc.facialis umzusetzen.

Die Ankoppelung der Ohrbewegungen von Hufeisennasen an ihre Vokalisation wäre über die bereits oben beschriebenen anatomischen Wege und prinzipiell zumindest mithilfe der Entladungstypen 2 und 4 denkbar.

Ein weiterer Weg, der die Ankoppelung der Ohrbewegungen an akustische Reize ermöglichen könnte, wird von Henkel und Ed-

wards (1978) aufgrund ihrer autoradiographischen Injektions-experimente an Katzen vermutet. Ausgehend von dem Umstand, daß der Colliculus superior essentiell für die gerichtete Bewegung der Ohrmuscheln ist und daß seine tiefen Schichten auditorische Eingänge aufweisen (Literatur siehe dort), könnte über die beschriebene Verbindung des Colliculus superior zur Paralemniskalen Zone und von hier weiter zum Nc.facialis eine Steuerung der Pinnabewegung vorgenommen werden. Sie könnte gerichtet unterstützt werden, wenn im Colliculus superior eine räumliche Repräsentation der auditorischen Information vorhanden wäre. Sie ist allerdings bislang nur in Ansätzen nachgewiesen worden (bei der Fledermaus Eptesicus fuscus durch die Arbeit von C.Poussin 1984, vergleiche auch den Übersichtsartikel von D.Sparks 1988).

Unter Einbeziehung des im Ergebnisteil dargestellten Befundes, daß das hier als Paralemniskale Zone bezeichnete Gebiet bei der Hufeisennase massiv zum Colliculus superior (vor allem in die tiefen Schichten) projiziert und reziprok von ihm (einige wenige) Eingänge erhält (Abb.28B,C,D und 34), könnte der hier in der Diskussion vorgeschlagene Verschaltungsweg von der auditorischen Informationsbereitstellung zur Umsetzung in motorische Muster der Ohrbewegung auch um den Weg zum Colliculus superior und wieder zurück zur Paralemniskalen Zone erweitert werden (Abb.54). Henkel und Edwards (1978) können aufgrund der von ihnen angewandten Methode der Autoradiographie keine Aussagen über eine mögliche reziproke Verschaltung dieser beiden Strukturen machen. Mithilfe der Autoradiographie können nur anterograde (efferente) Projektionen untersucht werden. Covey et al. (1987) beschreiben entsprechende Projektionsmuster nach Tracerinjektionen in den Colliculus superior von Pteronotus parnellii. Auch sie fanden sowohl retrograd markierte Neurone als auch anterograd Terminalendigungen in einem der Paralemniskalen Zone entsprechenden Gebiet. Entsprechendes gilt auch für Eptesicus fuscus (Zhang et al. 1987).

Eine quantitative Beschreibung der Ohrbewegungen in Abhängigkeit von akustischen Reizen und der Lautäußerung wurde von S.Brunold bei Rhinolophus rouxi vorgenommen (pers.Mitt.). Sie ermittelte minimale Latenzen vom Beginn eines akustischen

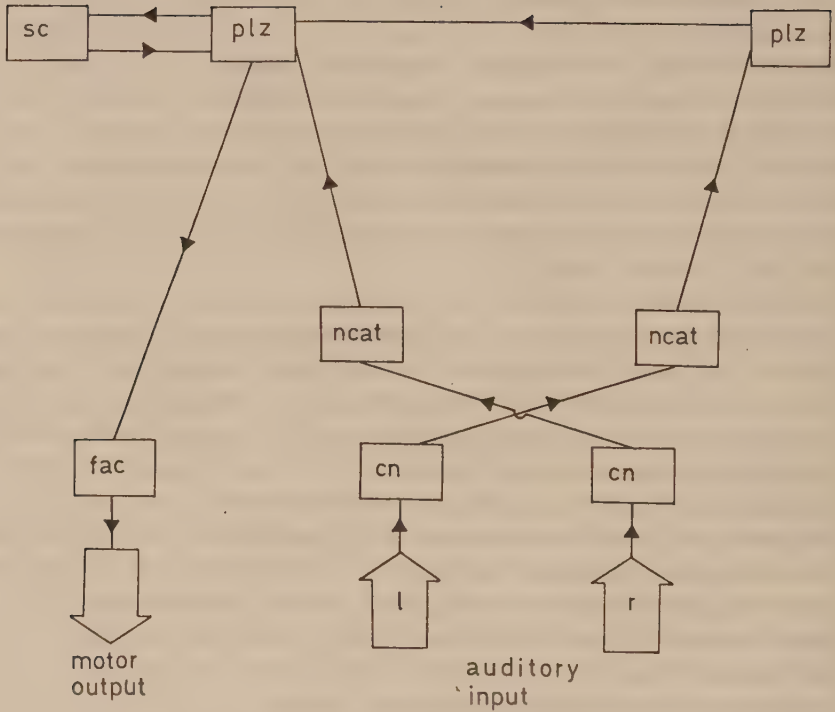


Abb.54 Die schnellste denkbare Verbindung zwischen binocularer Informationsbereitstellung in der Paralemniskalen Zone und dem N.facialis unter Umgehung des Superior Colliculus. Dieses Verbindungsschema benötigt maximal 6 Synapsen und könnte für die sehr geringen Latenzen bei den korrelierten Bewegungen der Ohrmuscheln der Hufeisennasen von Bedeutung sein. Einzelheiten siehe Text. l: linker akustischer Eingang r: rechter akustischer Eingang.

Reizes bis zum Einsetzen der Ohrbewegung von nur 8ms. Dies würde, einer Faustregel von 1ms pro Synapse gemäß, einem Verschaltungsweg entsprechen, in den maximal 8 Synapsen involviert sein könnten. Die schnellstmögliche denkbare binaurale Verbindung (unter Umgehung des Superior colliculus) benötigt 6 Synapsen (Abb.54). Sie verläuft über die Spiralganglien zu den ipsi- und kontralateral zur Reizquelle gelegenen Cochleariskernen, weiter zu den Nuclei des Zentralen Auditorischen Traktes und zu den Paralemniskalen Zonen. Hier könnte die binaurale Verschaltung der ipsi- und kontralateralen Hörinformation den anatomischen Verschaltungsmustern gemäß (Abb.28D,E,F,G und 30) bereits nach vier Synapsen stattfinden. Physiologisch sind binaurale Verarbeitungseigenschaften der paralemniskalen Neurone allerdings nicht getestet worden. Über eine weitere Synapse im medialen Nc.facialis und die motorische Verschaltung auf die Ohrmuskulatur wäre die Ansteuerung der Ohrbewegung erreicht.

Die Vokalisation der Hufeisennase wird fast immer von Ohrbewegungen begleitet. Sie beginnen bereits bis zu 128ms vor Einsetzen der Lautäußerung (S.Brunold, pers.Mitt.). Das bedeutet, daß bei Vokalisation auch eine interne Ansteuerung der Ohrmuskulatur unabhängig von akustischen Reizen stattfinden muß. Die paralemniskalen Neurone der Typen 2 und 4, die bereits vor Beginn der Vokalisation aktiv sind und zudem auch akustische Reize beantworten, könnten in diesem Zusammenhang als senso-motorische Verbindungsglieder fungieren. Eine Untersuchung darüber, ob und wie sie in diesen Funktionskreis eingebunden sind, gibt es bislang nicht.

5.4.3. Mittelohrmuskelreflex

Der Mittelohrmuskelreflex (MOMR) ist ein weiterer Funktionszusammenhang, bei dem sowohl akustische Information als auch die neuronale Information über die Vokalisationsansteuerung auf einen gemeinsamen motorischen Ausgang verschaltet sein müssen: er wird durch akustische Außenreize ausgelöst (z.B. Moller 1974), aber auch intern durch Vokalisation

(Pietsch und Schuller 1987; Suga und Jen 1975, 1977; Henson 1965).

Die Mittelohrmuskulatur wird von zwei getrennt innervierten Muskeln gebildet. Zum einen ist dies der am Stapedius ansetzende *Musculus stapedius*, und zum anderen der *M.tensor tympani*, der die Spannung des Trommelfells regelt.

Im Falle des akustischen Stapediusmuskel-Reflexes läuft die Verschaltung des involvierten Reflexbogens über den ventro-medialen *Nc.facialis* und unmittelbar an ihn angrenzenden Bereich der *Formatio reticularis* (Thompson et al. 1985 und Strominger et al. 1980 bei Alt- und Neuweltaffen, Shaw und Baker 1983 bei der Katze). Die akustische Information könnte er möglicherweise über Neurone im Bereich des Oberen Olivenkomplexes erhalten (Møller 1974, Thompson et al. 1985).

Beim Tensor tympani-Muskelreflex stellt der ventro-laterale Bereich des motorischen Trigemuskernes die letzte Umschaltstelle zu den muskelinnervierenden Motoneuronen dar (Borg 1973, Keller et al. 1983). Er soll akustische Eingänge ebenfalls aus dem Bereich der Oberen Olive und dem ventralen Kern des Lateralen Lemniskus und direkt medial daran angrenzenden Gebieten der *Formatio reticularis* erhalten (Møller 1974, Vornov und Sutin 1983).

Die oben geschilderten Projektionsmuster nach Injektion von WGA-HRP in die Paralemniskale Zone der Hufeisennase Rhinolophus rouxi (Abb.28) zeigen efferente Verbindungen dieses Gebietes sowohl mit dem motorischen Trigemuskern als auch mit dem ventro-medialen Teil des *Nc.facialis* und der daran unmittelbar angrenzenden *Formatio reticularis*. Anatomisch ist es daher denkbar, daß auch die Paralemniskale Zone in beide Reflexbögen des Mittelohrmuskel-Reflexes einbezogen sein könnte. Da ein großer Teil der innerhalb der Paralemniskalen Zone abgeleiteten Neurone nicht nur auf akustische Reizung antwortet, sondern auch wichtige Parameter der Vokalisation der Fledermaus kodieren, könnte über eine Einbindung der Paralemniskalen Zone sehr leicht die Aktivierung des Mittelohrmuskel-Reflexes im Zusammenhang mit der Vokalisation erklärt werden. Insbesondere die Typ 2 Neurone wären in der Lage, das Einsetzen des MOMR vor Beginn und das Andauern

während der Vokalisation zu steuern (Pietsch und Schuller 1987).

Anatomische Untersuchungen zur Lokalisation der Motoneurone im Nc.facialis und Nc.trigeminus bei der Hufeisennase fehlen bislang ebenso wie physiologische Untersuchungen zur Korrelation der Aktivität der paralemniskalen Neurone zum Elektromyogramm von M.tensor-tympani und M.stapedius.

5.4.4. Unterdrückung der akustischen Schreckreaktion auf die eigene Vokalisation

Aufgrund der Untersuchungen von Davis und seinen Mitarbeitern (1982, 1988) an Ratten könnte die Paralemniskale Zone auch als senso-motorische Umschaltstation im Zusammenhang mit der Schreckreaktion auf akustische Reize dienen. Sie wird durch abrupt einsetzende akustische Reizung mit relativ hoher Intensität ausgelöst und äußert sich in ungerichteten, kurzzeitigen Körperbewegungen. Nach wenigen Folgeereizen habituiert die Reaktion. Bei ruhend hängenden Fledermäusen besteht sie aus einer Verkürzung der Bein-, Rücken- und Nackenmuskulatur. Auf die eigene Lautäußerung unterbleiben solche Reaktionen jedoch, obwohl auch die Vokalisation mit hohen Intensitäten von bis zu 90dB SPL den Eingang des auditorischen Systems reizt (Pietsch und Schuller 1987).

Davis et al. (1982) und Spiera und Davis (1988) schlagen aufgrund ihrer Untersuchungen einen Verschaltungsweg vom Cochleariskern über die Kerne des Lateralen Lemniskus oder benachbarter Gebiete in Strukturen der Formatio reticularis vor. Den Neuronen der Paralemniskalen Zone könnte also auch in diesem Zusammenhang eine Bedeutung zukommen. So wären z.B. die Typ 4 Neurone in der Lage, über ihre prävokale Erregung (Abb.7 und 19) Information frühzeitig zu entsprechenden Motoneuronen zu schicken und dort eine Unterdrückung der motorischen Aktivität hervorzurufen. Dies könnte über eine hemmende synaptische Verbindung zu Strukturen in der Formatio reticularis geschehen. Die hemmenden Eigenschaften der Neurone in der Paralemniskalen Zone wurden bereits oben mehrfach angesprochen (vergleiche auch Abb.50). Bei akustischer Reizung zeigt ein Teil der Typ 4

Neurone eine Hemmung über einen weiten Frequenzbereich (Abb. 19g). Das hätte bei den motorisch aktiven Neuronen in der *Formatio reticularis* den gegenteiligen Effekt wie die Vokalisation und würde somit zu einer motorischen Reaktion führen. Allerdings zeigt die Hemmung der Spontanaktivität der Typ 4 Neurone auf akustische Reizung keine Habituation. Dies ist aber ein wesentliches Kennzeichen der akustischen Schreckreaktion.

5.5. Schlußbemerkung

Die physiologischen Eigenschaften der audio-vokal aktiven Neurone der Paralemniskalen Zone, ihre unterschiedliche Aktivität bei Vokalisation und auf akustisch identische Reize, werden durch die anatomisch nachgewiesenen afferenten Verbindungen unterstützt (Abb.28-34, vergleiche auch Schuller und Radtke-Schuller 1988). Die Paralemniskale Zone erhält Eingänge sowohl aus überwiegend auditorischen Verarbeitungszentren als auch aus übergeordneten Strukturen, die sehr wahrscheinlich in die Vokalisationsansteuerung eingebunden sind. Die auditorische Information gelangt auf zwei getrennten Wegen zu den paralemniskalen Neuronen: zum einen über Kerngebiete der klassischen aufsteigenden Hörbahn (vor allem dorsaler Lateraler Lemniskus), zum andern über den zentralen auditorischen Trakt (Abb.28,29,30,51). Dieser abseits der klassischen aufsteigenden Hörbahn verlaufende Weg wird von Kobler et al. (1987) als eine Möglichkeit diskutiert, schnell akustische Information in frontale cortikale Gebiete zu senden und in motorische Muster umzusetzen. Die Information über die Vokalisationsansteuerung könnte über hypothalamische sowie den Zentralkern des Colliculus inferior umgebende Strukturen zur Paralemniskalen Zone gelangen (Abb.28,30,52).

Die efferenten Verbindungen der Paralemniskalen Zone zu Strukturen unterschiedlicher Funktionskreise (Abb.28, vergleiche auch Schuller und Radtke-Schuller 1988), sowie die Vielzahl unterschiedlicher Aktivitätsmuster der audio-vokal aktiven Neurone (z.B. Abb.7) lassen vermuten, daß die paralemniskalen Neurone in vielfältiger Weise in die Übertragung auditorischer Information und von Information über die Vokali-

sationsansteuerung in weiterverarbeitende Strukturen verknüpft sind. Es existiert keine ausgeprägte Verbindung zu eindeutig der klassischen aufsteigenden Hörbahn zuzuordnenden Gebieten. Demgegenüber sind efferente Verbindungen beispielsweise mit dem Zentralkern des Colliculus inferior angelagerten Strukturen (ventromedialer Teil und rostraler Teil), dem Colliculus superior und motorischen Endkernen, wie dem Nc.facialis (nicht bei Schuller und Radtke-Schuller 1988, vergleiche Diskussionsabschnitt 4.2), dem Nc.trigeminus und schwach auch dem Nc.ambiguus (nicht bei Schuller und Radtke-Schuller 1988, vergleiche Diskussionsabschnitt 2.1.1) vorhanden. Auch die medial und caudal an den Nc.facialis angrenzende Formatio reticularis ist Zielgebiet von Projektionen aus der Paralemniskalen Zone. Über sie bestehen Verbindungen zum Nc.ambiguus (Rübsamen und Schweizer 1986). Es finden sich keine Projektionen zum Nc.parabrachialis. Folglich wird die Information aus der paralemniskalen Zone vor allem in multimodal involvierten (z.B. Colliculus superior) und die Motorik ansteuernden Strukturen (direkte und indirekte Wege zu den motorischen Endkernen) geleitet. Als Funktionskreise kommen dabei in Betracht:

1) die Ansteuerung der Vokalisation direkt über den Nc.ambiguus oder indirekt über die dem Nc.facialis benachbarte Formatio reticularis sowie über die dem Zentralkern des Colliculus inferior angelagerten Strukturen (ventromedialer Teil und Rostralpol) (Abb.51, Diskussionsabschnitt 2.1.1). Auch physiologische Eigenschaften der audio-vokal aktiven Neurone der Paralemniskalen Zone (Diskussionsabschnitt 2.2) und mikroelektrische Reizexperimente verschiedener Autoren (Abschnitt 2.3) sprechen für diesen funktionellen Zusammenhang. Die Vokalisationsansteuerung erfolgt nicht über eine Steuerung der Ausatmung. Das zeigen die physiologischen Ergebnisse (Abb.8) und das Fehlen von Verbindungen zur Atmungsmotorik (z.B. Nc.parabrachialis).

2) im Zusammenhang mit der Ansteuerung der Vokalisation könnten paralemniskale Neurone auch bei der Festlegung der Frequenz der Lautäußerung beteiligt sein. Sie könnten die Information liefern, die zur Absenkung der Vokalisationsfrequenz beim Dopplereffekt-Kompensationsverhalten nötig ist (Abb.53 und Diskussionsabschnitt 3.).

- 3) die Ansteuerung der Ohrbewegungen vor Vokalisation und die schnelle Steuerung auf akustische Reize über den medialen Teil des Nc.facialis unter Umgehung des Colliculus superior (Abb. 54 und Diskussionsabschnitt 4.2).
- 4) die Auslösung des Mittelohrmuskelreflexes vor Vokalisationsbeginn und auf akustische Reizung (Diskussion 4.3).
- 5) die Vermeidung der akustischen Schreckreaktion bei Eigenvokalisation (Abschnitt 4.4).

Die räumliche Aufteilung der verschiedenen Typen audiovokal aktiver Neurone (Abb.23,24) und die inhomogene, räumlich unterschiedliche Verteilung größerer und kleinerer Zellen auf unterschiedliche Bereiche in der Paralemniskalen Zone (Abb.6), sowie Unterschiede in den Projektionsmustern nach Tracerinjektion (eigene Ergebnisse, Schuller und Radtke-Schuller 1988), legen den Schluß nahe, daß diese unterschiedlichen Funktionszusammenhänge über unterschiedliche Bereiche der Paralemniskalen Zone hergestellt werden könnten.

6. Verwendete Abkürzungen

amb	Nucleus ambiguus
ant.limb.ctx.	anteriorer limbischer Cortex
AS	akustischer Stimulus
avcn	antero-ventraler Cochleariskern
bf	Bestfrequenz
c	caudal
cer	Cerebellum
cf	konstantfrequenter Anteil des Ortungslautes von Hufeisennasen
cn	Cochleariskern
ctx	Cortex
cun	Nucleus cuneiformis
d	dorsal
dcn	dorsaler Cochleariskern
del	delay, Zeitverzögerung
dh, dhyp	dorsaler Hypothalamus
dmgb	dorsaler Bereich des medialen Kniekörpers
dms0	dorsaler Bereich der medialen Oberen Olive
dnll	dorsaler Kern des lateralen Lemniskus
dpgi	dorsaler Nucleus paragigantocellularis
EXPIR	Ausatmung
fac	Nucleus facialis
fm	frequenzmodulierter Teil der oberen Harmonischen des Ortungslautes von Hufeisennasen (zwischen 78 und 63kHz)
fm/2	frequenzmodulierter Teil der Grundfrequenz-anteile des Ortungslautes von Hufeisennasen (zwischen 39 und 31kHz)
frq, freq	Frequenz
hip	Hippocampus
ic	Colliculus inferior
icc	Zentralkern des Colliculus inferior
icr, icrp	Rostralpol des Colliculus inferior
icvm	ventromedialer Bereich des Colliculus inferior
inj	Injektionsort
inll	intermediärer Kern des lateralen Lemniskus
int	Intensität

irt	intermediärer Nucleus reticularis
l	lateral
lfm	lineare Frequenzmodulation
lhyp	lateral Hypothalamus
lntb	lateral Trapezkörperkern
lp	latero-posteriorer Nucleus thalamicus
lpgi	lateral Nucleus paragigantocellularis
lso	laterale Obere Olive
m	medial
mgb, mgn	medialer Kniekörper
mntb	medialer Trapezkörperkern
mso	mediale Obere Olive
n	Anzahl
N	Nervus
Nc	Nucleus
na	Nucleus ambiguus
ncat	Nucleus des Zentralen auditorischen Traktes
nf	Nucleus facialis
nll	Kerne des lateralen Lemniskus
pa	Area prätectalis
pag	periaquäduktale Grau, Zentrales Höhlengrau
pb	Nucleus parabrachialis
PB	Playback, rückgespielte Vokalisation
plc	caudaler Bereich der paralemniskalen Zone
plr	rostraler Bereich der paralemniskalen Zone
plz	paralemniskale Zone
pn	Kerne der Pons
pnc	caudale Ponskerne
pno	orale Ponskerne
pvcn	postero-ventraler Cochleariskern
rf	Frequenz des konstantfrequenten Anteils in der oberen Harmonischen des Ortungsrufes ruhender Hufeisennasen, Ruhfrequenz (um 78 kHz)
rf/2	Frequenz des konstantfrequenten Anteils in der Grundfrequenzkomponente des Ortungsrufes ruhender Hufeisennasen (um 39 kHz)
rpo	rostraler periolivärer Kern
sc	Colliculus superior
sfm	sinusförmige Frequenzmodulation
sn	Substantia nigra

soc	Oberer Olivenkomplex
spo	oberer periolivärer Kern
tri	motorischer Trigeminskern
v	ventral
V	Vokalisation
var	variabel
vltg	ventro-lateraler Kern des Tegmentums
vmpo	ventro-medialer periolivärer Kern
vmso	ventraler Bereich der medialen Oberen Olive
vnll	ventraler Kern des lateralen Lemniskus
vntb	ventraler Trapezkörperkern
VOC	Vokalisation
III	3.Ventrikel
IV	4.Ventrikel
VIII	Hörnerv

7. Literaturverzeichnis

- Adams JC (1977) Technical considerations on the use of horse-radish peroxidase as a neuronal marker. *Neuroscience* 2:142-145
- Altafulla I, Shipley C, Buchwald JS (1988) Voiced calls evoked by hypothalamic stimulation in the cat. *Exp Brain Res* 71:21-32
- Andrezik JA, Beitz AJ (1985) Reticular formation, central grey and related tegmental nuclei. In: Paxinos G (ed) *The rat nervous system*. Vol 2, Academic press, pp 1-28
- Bruns V (1976) Peripheral auditory tuning for fine frequency analysis by the cf-fm bat, Rhinolophus ferrumequinum. II. Frequency mapping in the cochlea. *J Comp Physiol* 106:87-97
- Brunso-Bechthold JK, Thompson GC, Masterton RB (1981) HRP study of the organization of auditory afferents to central nucleus of inferior colliculus in cat. *J Comp Neurol* 197:705-722
- Casseday JH, Covey E, Vater M (1988) Connections of the superior olivary complex in the rufous horseshoe bat, Rhinolophus rouxi. *J Comp Neurol* (in press)
- Covey E, Hall WC, Kobler JB (1987) Subcortical connections of the superior colliculus in the mustache bat, Pteronotus parnellii. *J Comp Neurol* 263:179-197
- Davis M, Gendelman DS, Tischler MD, Gendelman PM (1982) A primary acoustic startle circuit: lesion and stimulation studies. *J Neurosci* 2:791-805.
- Feng AS, Vater M (1985) Functional organization of the cochlear nucleus of rufous horseshoe bats, Rhinolophus rouxi: frequencies and internal connections are arranged in slabs. *J Comp Neurol* 235:529-553
- Fernandez de Molina A, Hunsperger RW (1962) Organization of the subcortical system governing defence and flight reactions in the cat. *J Physiol* 160:200-213
- Glendenning KK, Thompson GC, Masterton RB (1981) Ascending auditory afferents to the nuclei of the lateral lemniscus. *J Comp Neurol* 197:673-703
- Cooler DM, O'Neill WE (1987) Topographic representation of vocal frequency demonstrated by microstimulation of anterior

- cingulate cortex in the echolocating bat, Pteronotus parnellii parnellii. J Comp Physiol 161:283-294
- Henkel CK, Edwards SB (1978) The superior colliculus control of pinna movements in the cat: possible anatomical connections. J Comp Neurol 182:763-776
- Henson OW (1965) The activity and function of the middle-ear muscles in echo-locating bats. J Physiol 180:871-887
- Henson OW (1970) The central nervous system. In: Wimsatt WA (ed) Biology of bats. Vol 2
- Hilton SM, Zbrozyna AW (1963) Amygdaloid regions for defence reactions, and its efferent pathway to the brainstem. J Physiol 160:160-173
- Jen PHS and Suga N (1976) Coordinated activities of middle-ear and laryngeal muscles in echolocating bats. Science 191: 950-952
- Jürgens U (1976) Projections from the cortical larynx area in the squirrel monkey. Exp Brain Res 25:401-411
- Jürgens U (1979) Anatomical and functional cerebral organization of phonation in animals. Exp Brain Res Suppl II:171-182
- Jürgens U (1982) Afferents to the cortical larynx area in the monkey. Brain Res 239:377-389
- Jürgens U, Müller-Preuss P (1977) Convergent projections of different limbic vocalization areas in the squirrel monkey. Exp Brain Res 29:75-83
- Jürgens U, Pratt R (1979) The cingular vocalization pathway in the squirrel monkey. Exp Brain Res 34:499-510
- Jürgens U, Ploog D (1981) On the neural control of mammalian vocalization. Trends in NeuroSciences:135-137
- Jürgens U, Kirzinger A (1985) The laryngeal sensory pathway and its role in phonation. A brain lesioning study in the squirrel monkey. Exp Brain Res 59:118-124
- Kanai T, Wang SC (1962) Localization of the central vocalization mechanism in the brain stem of the cat. Experimental Neurology 6:426-434
- Kawasaki M, Margoliash D, Suga N (1988) Delay-tuned combination-sensitive neurons in the auditory cortex of the vocalizing mustached bat. J Neurophysiol 59:623-635
- Keller JT, Saunders MC, Ongkiko CM, Johnson J, Frank E, Loveren Hvan, Tew JM (1983) Identification of motoneurons

- innervating the tensor tympani and tensor veli palatini muscles in the cat. Brain Res 270:209-215
- Kelly AH, Beaton LE, Magoun HW (1946) A midbrain mechanism for facio-vocal activity. J Neurophysiol 9:181-189
- Kirzinger A, Jürgens U (1982) Cortical lesion effects and vocalization in the squirrel monkey. Brain Res 233:299-315
- Kirzinger A, Jürgens U (1985) The effects of brainstem lesions on vocalization in the squirrel monkey. Brain Res 358:150-162
- Kobler JB, Isbey SF, Casseday JH (1987) Auditory pathways to the frontal cortex of the mustache bat, Pteronotus parnellii. Science 236:824-826
- Larson CR, Kistler MK (1986) The relationship of periaqueductal gray neurons to vocalization and laryngeal EMG in the behaving monkey. Exp Brain Res 63:596-606
- Magoun HW, Atlas D, Ingersoll EH, Ranson SW (1937) Associated facial, vocal, and respiratory components of emotional expression: an experimental study. J Neurology and Psychopathology 17:241-255
- Martin GF, Waltzer R, Vertes RP (1985) Major projections of the reticular formation. In: Paxinos G (ed) The rat nervous system. Vol 2, Academic press, 29-42
- Mesulam MM (1978) Tetramethyl benzidine for horseradish peroxidase neurochemistry: incubation parameters and visibility. J Histochem Cytochem 24:1273-1280
- Metzner W, Radtke-Schuller S (1987) The nuclei of the lateral lemniscus in the rufous horseshoe bat, Rhinolophus rouxi. J Comp Physiol A 160:395-411
- Möller J (1978) Response characteristics of inferior colliculus neurons of the awake cf-fm bat Rhinolophus ferrumequinum. II. Two-tone stimulation. J Comp Physiol 125:227-236
- Möller J, Neuweiler G, Zöllner H (1978) Response characteristics of inferior colliculus neurons of the awake cf-fm bat Rhinolophus ferrumequinum. I. Single-tone stimulation. J Comp Physiol 125:217-225
- Møller AR (1974) The acoustic middle ear muscle reflex. In: Keidel WD, Neff WD (eds) Handbook of Sensory Physiology V/1:519-548

- Moore JK, Moore RY (1987) Glutamic acid decarboxylase-like immunoreactivity in brainstem auditory nuclei of the rat. *J Comp Neurol* 260:157-174
- Movchan EV (1984) Participation of auditory centres in echolocation tracking of a moving target by greater horseshoe bat. *Neurobiologia* 16(6):737-745 (russian)
- Müller-Preuss P (1988) Neural correlates of audio-vocal behavior: properties of anterior limbic cortex and related areas. In: Newman JD (ed) *Physiological control of mammalian vocalization*. in press
- Müller-Preuss P, Newman JD, Jürgens U (1980) Anatomical and physiological evidence for a relationship between the 'cingular' vocalization area and the auditory cortex in the squirrel monkey. *Brain Res* 202:307-315
- Müller-Preuss P, Ploog D (1981) Inhibition of auditory cortical neurons during phonation. *Brain Res* 215:61-76
- Müller-Preuss P, Ploog D (1983) Central control of sound production in mammals. In: Lewis B (ed) *Bioacoustics - a comparative approach*. 125-146
- Neumann I (1986) Untersuchung von frequenz- und zeitabhängigen Störungen des Dopplereffektkompensationssystems durch Reinton- und Rauschsignale an der Hufeisennase Rhinolophus rouxi. Diplomarbeit an der Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Neuweiler G (1970) Neurophysiologische Untersuchungen zum Echoortungssystem der Großen Hufeisennase Rhinolophus ferrumequinum. *Z Vergl Physiol* 67:273-306
- Neuweiler G, Vater M (1977) Response patterns to pure tones of cochlear nucleus units in the cf-fm bat Rhinolophus ferrumequinum. *J Comp Physiol* 115:119-133
- Neuweiler G, Metzner W, Heilmann U, Rübsamen R, Eckrich M, Costa HH (1987) Foraging behaviour and echolocation in the rufous horseshoe bat (Rhinolophus rouxi) of Sri Lanka. *Behav Ecol Sociobiol* 20:53-67
- O'Neill WE (1985) Responses to pure tones and linear fm components of the cf-fm biosonar signal by single units in the inferior colliculus of the mustached bat. *J Comp Physiol A* 157:797-815

- O'Neill WE, Suga N (1982) Encoding of target range and its representation in the auditory cortex of the mustached bat. *J Neurosci* 2:17-31
- O'Neill WE, Schuller G, Radtke-Schuller S (1985) Functional and anatomical similarities in the auditory cortices of the old world horseshoe bat and neotropical mustached bat for processing of similar biosonar signals. Assoc Otolaryngol Abstr of the 8th Midwinter Res Meeting, Clearwater Beach, FL, 148-149
- Ostwald O (1984) Tonotopic organization and pure tone response characteristics of single units in the auditory cortex of the Greater Horseshoe bat. *J Comp Physiol A* 155:821-834
- Panneton WM, Martin GF (1979) Midbrain projections to the trigeminal, facial and hypoglossal nuclei in the opossum. A study using axonal transport techniques. *Brain Res* 168:493-511
- Panneton WM, Martin GF (1983) Brainstem projections to the facial nucleus of the opossum. A study using axonal transport techniques. *Brain Res* 267:19-83
- Paxinos G, Butcher LL (1985) Organizational principles of the brain as revealed by choline acetyltransferase and acetylcholinesterase distribution and projections. In: Paxinos G (ed) *The rat nervous system*. Vol 1, academic press, 487-522
- Paxinos G, Watson C (1986) *The rat brain in stereotaxic coordinates*. Academic press (2nd edition)
- Pietsch G, Schuller G (1987) Auditory self-stimulation by vocalization in the cf-fm bat, Rhinolophus rouxi. *J Comp Physiol A* 160:635-644
- Pollack GD, Henson OW (1973) Specialized functional aspects of the middle ear muscles in the bat, Chilonycteris (Pteronotus) parnellii. *J Comp Physiol* 84:167-174
- Pollak GD, Schuller G (1981) Tonotopic organization and encoding features of single units in inferior colliculus of horseshoe bats: functional implications for prey identification. *J Neurophysiol* 45:208-226
- Pollack GD, Casseday JH (1988) Echolocation: the functional organization of the auditory brainstem of bats. Springer submitted
- Poussin C, Schlegel P (1984) Directional sensitivity of auditory neurons in the superior colliculus of the bat,

- Eptesicus fuscus, using free field sound stimulation. J Comp Physiol A 154:253-261
- Roberts RC, Ribak CE (1987) GABAergic neurons and axon terminals in the brainstem auditory nuclei of the gerbil. J Comp Neurol 258:267-280
- Rübsamen R (1983) Ansteuerung der Vokalisation von Ultraschallortungslaute im motorischen Endkern der Kehlkopfmuskulatur von Fledermäusen. Neurophysiologische und neuroanatomische Untersuchungen am Nucleus ambiguus von Rhinolophus rouxi. Dissertation, Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität München
- Rübsamen R, Schuller G (1981) Laryngeal nerve activity during pulse emission in the cf-fm bat, Rhinolophus ferrumequinum. J Comp Physiol 143:323-327
- Rübsamen R, Betz M (1986) Control of echolocation pulses by neurons of the nucleus ambiguus in the rufous horseshoe bat, Rhinolophus rouxi. I. Single unit recordings in the ventral motor nucleus of the laryngeal nerves in spontaneously vocalizing bats. J Comp Physiol A 159:675-687
- Rübsamen R, Schweizer H (1986) Control of echolocation pulses by neurons of the nucleus ambiguus in the rufous horseshoe bat, Rhinolophus rouxi. II. Afferent and efferent connections of the motor nucleus of the laryngeal nerve. J Comp Physiol A 159:689-699
- Schmidbartl A, Schweizer H (in prep) The innervation of the external ear muscles in the rufous horseshoe bat, Rhinolophus rouxi.
- Schnitzler HU (1968) Die Ultraschallortungslaute der Hufeisenfledermäuse (Chiroptera, Rhinoplophidae) in verschiedenen Orientierungssituationen. Z Vergl Physiol 57:376-408
- Schnitzler HU, Menne D, Kober R, Heblich K (1983) The acoustical image of fluttering insects in echolocating bats. In: Huber F, Markl H (eds) Neuroethology and behavioral physiology. 235-250
- Schuller G (1974) The role of overlap of echo with outgoing echolocation sound in the bat Rhinolophus ferrumequinum. Naturwissenschaften 61:171-172
- Schuller G (1977) Echo delay and overlap with emitted orientation sounds and Doppler-shift compensation in the bat Rhinolophus ferrumequinum. J Comp Physiol 114:103-114

- Schuller G (1979) Vocalization influences auditory processing in collicular neurons of the cf-fm bat, Rhinolophus ferrumequinum. J Comp Physiol 132:39-46
- Schuller G (1984) Natural ultrasonic echoes from wing beating insects are encoded by collicular neurons in the cf-fm bat, Rhinolophus ferrumequinum. J Comp Physiol 155:121-128
- Schuller G (1986) Influence of echolocation pulse rate on Doppler shift compensation control system in the greater horseshoe bat. J Comp Physiol A 158:239-246
- Schuller G, Beuter K, Schnitzler HU (1974) Response to frequency shifted artificial echoes in the bat Rhinolophus ferrumequinum. J Comp Physiol 89:275-286
- Schuller G, Beuter K, Rübsamen R (1975) Dynamik properties of the compensation system for Doppler shifts in the bat Rhinolophus ferrumequinum. J Comp Physiol 97:113-125
- Schuller G, Suga N (1976) Storage of Doppler-shift information in the echolocation system of the 'cf-fm' bat, Rhinolophus ferrumequinum. J Comp Physiol 105:9-14
- Schuller G, Pollak GD (1979) Disproportionate frequency representation in the inferior colliculus of Doppler compensating Greater Horseshoe bats: evidence of an acoustic fovea. J Comp Physiol 132:47-54
- Schuller G, Rübsamen R (1981) Laryngeal nerve activity during pulse emission in the cf-fm bat, Rhinolophus ferrumequinum. I. Superior laryngeal nerve (external motor branch). J Comp Physiol 143:317-321
- Schuller G, Radtke-Schuller S, Betz M (1986) A stereotaxic method for small animals using experimentally determined reference profiles. J Neurosci Meth 18:339-350
- Schuller G, Radtke-Schuller S (1988) Neural control of vocalization in bats at peripheral to midbrain levels. In: Newman J (ed) The physiological control of mammalian vocalization. Plenum press, New york, in press
- Schweizer H, Schmidbartl A (in prep) The facial nerve nucleus of the rufous horseshoe bat, Rhinolophus rouxi.
- Skultety FM (1958) The behavioral effects of destructive lesions of the periaqueductal gray matter in adult cats. J Comp Neurol 110:337-365

- Spangler KM, Henkel CK, Miller IJ (1982) Localisation of the motor neurons to the tensor tympani muscle. *Neurosci Lett* 32:23-27
- Sparks DL (1988) Neural cartography: sensory and motor maps in the superior colliculus. *Brain Behav Evol* 31:49-56
- Spiera RF, Davies M (1988) Excitatory amino acid antagonists depress acoustic startle after infusion into the ventral nucleus of the lateral lemniscus or paralemniscal zone. *Brain Res* 445:130-136
- Suga N (1984) Neural mechanisms of complex-sound processing for echolocation. *Trends in Neuroscience*, January 1984:20-27
- Suga N (1969a) Echo-location and evoked potentials of bats after ablation of inferior colliculus. *J Physiol* 203:707-728
- Suga N (1969b) Echo-location of bats after ablation of auditory cortex. *J Physiol* 203:729-739
- Suga N, Schlegel P (1972) Neural attenuation of responses to emitted sounds in echolocating bats. *Science* 177:82-84
- Suga N, Schlegel P (1973) Coding and processing in the auditory system of fm-signal-producing bats. *J Acoust Soc Amer* 54:174-190
- Suga N, Schlegel P, Shimozawa T, Simmons J (1973) Orientation sounds evoked from echolocating bats by electrical stimulation of the brain. *J Acoust Soc Amer* 54:793-797
- Suga N, Shimozawa T (1974) Site of Neural attenuation of responses to self-vocalized sounds in echolocating bats. *Science* 183:1211-1213
- Suga N, Jen PHS (1975) Peripheral control of acoustic signals in the auditory system of echolocating bats. *J Exp Biol* 62:277-311
- Suga N, Jen PHS (1977) Further studies on the peripheral auditory system of 'cf-fm' bats specialized for fine frequency analysis of Doppler-shifted echoes. *J Exp Biol* 69:207-232
- Tanaka K, Otani K, Tokunaga A, Sugita S (1985) The organization of neurons in the nucleus of the lateral lemniscus projecting to the superior and inferior colliculi in the rat. *Brain Res* 341:252-260

- Thompson GC, Igarashi M, Stach BA (1985) Identification of stapedius muscle motoneurons in squirrel monkey and bush baby. *J Comp Neurol* 231:270-279
- Thoms G (1988) Zur Frage der gemeinsamen Afferenzen der an der Phonation beteiligten motorischen Hirnnervenkerne beim Totenkopffäffchen Saimiri sciureus. Dissertation, Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität München
- Travers JB, Norgren R (1983) Afferent projections to the oral motor nuclei in the rat. *J Comp Neurol* 220:280-298
- Vernov JJ, Sutin J (1983) Brainstem projections to the normal and noradrenergically hyperinnervated trigeminal motor nucleus. *J Comp Neurol* 214:198-208
- Zhang S, Sun X, Jen PHS (1987) Anatomical study of neural projections to the superior colliculus of the big brown bat, Eptesicus fuscus. *Brain Res* 416:375-380
- Zook JM, Casseday JH (1982a) Cytoarchitecture of auditory system in lower brainstem of mustache bat Pteronotus parnellii. *J Comp Neurol* 207:1-13
- Zook JM, Casseday JH (1982b) Origin of ascending projections to inferior colliculus of mustache bat Pteronotus parnellii. *J Comp Neurol* 207:14-28
- Zook JM, Casseday JH (1985) Projections from the cochlear nucleus in the mustache bat, Pteronotus parnellii. *J Comp Neurol* 237:307-324

Danksagung:

Herrn G.Schuller danke ich für die Möglichkeit, mich dieses Thema bearbeiten zu lassen und für die große Freiheit, die er mir in den vergangenen Jahren auch für meine anderen fledermauslerischen Interessen gewährt hat. Ihm und Herrn G.Neuweiler sei für anregende Kritik besonders am Manuskript der Dissertation gedankt, ebenso Marianne Vater, Hermann Schweizer, Katrin Reimer und Silvia Brunold für Diskussionsbeiträge. Marianne Vater hat mir histologisches Material zur Ansicht überlassen. Auch dafür herzlichen Dank! Dank gebührt auch Frau H.Tscharntke, Heike Kaupenjohann und Maike Pöttke für technische Hilfe im Fotolabor und in der Histologie. Nicht zuletzt auch herzlichen Dank an meine Mutter, die mir mein Studium ermöglicht hat. Die Dissertationsarbeit wurde aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Sonderforschungsbereich 204 "Gehör", Teilprojekt 10) finanziert.

Lebenslauf Walter H. Metzner:

- 14.1.59 geboren in Lauingen a.d.Donau; Vater: Walter Metzner,
Mutter: Siglinde Metzner, geb. Laber;
erstes Lebensjahr in Bissingen Lkr.DLG
- 1960 Umzug nach Heidenheim a.d.Brenz;
Geburt der Schwester Irene
- 1966 Einschulung;
Umzug nach Heilbronn/Neckar
- 1969 Eintritt ins Theodor-Heuss-Gymnasium (humanistisch-
neusprachlich)
- 1973 Tod des Vaters und Umzug nach Donauwörth, Besuch des
dortigen Gymnasiums
- 1978 Abitur am Gymnasium Donauwörth (Leistungskurse Physik
und Biologie);
Beginn des Biologiestudiums an der Friedrich-
Alexander Universität in Erlangen; verschiedene HiWi
Tätigkeiten bei Prof.Helversen
- 1981 Vordiplom;
Wechsel an die Ludwig-Maximilians Universität München
- 1983 Diplomprüfung und Beginn der Diplomarbeit bei
Prof.Schuller
- 1984 Beendigung der Diplomarbeit;
Teilnahme an mehreren Forschungsreisen mit Prof.
Neuweiler nach Sri Lanka (1984, 1985, 1987)
- 1985 Beginn der Doktorarbeit bei Prof.Schuller;
Begründung und Betreuung eines Freilandprojektes an
heimischen Fledermäusen (in Zusammenarbeit mit der
Höheren Naturschutzbehörde der Reg.v.Obb. und dem
Bayer. Staatsministerium für Landesentwicklung und
Umweltfragen) (bis 1987)
- 1988 Beendigung der Dissertation

meine akademischen Lehrer waren:

Brodersen, Bruckmoser, David, Haupt, Helversen, Huber,
Kandler, Keßler, Kreische, Linzen, Merxmüller, Neuweiler,
Renner, Rüdiger, Schuller, Seitz, Siewing, Wickler

